

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 89

4

АПРЕЛЬ



Санкт-Петербург

„НАУКА”

2004

УДК 582.5 : 581.163 : 575.8

© А. С. Кашин

ПРОБЛЕМА ВИДА И ВИДООБРАЗОВАНИЯ ПРИ ГАМЕТОФИТНОМ АПОМИКСИСЕ КАК НЕУСТОЙЧИВОЙ СИСТЕМЕ СЕМЕННОГО РАЗМНОЖЕНИЯ

A. S. KASHIN. SPECIATION UNDER GAMETOPHYTIC APOMIXIS
AS AN UNSTABLE SYSTEM OF THE SEED REPRODUCTION

Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского

410026 Саратов, ул. Астраханская, 83

Факс (8452) 24-16-96

E-mail: kashinas@sgu.ru

Поступила 21.10.2003

Обсуждается проблема эволюции агамного вида и сложность его структуры при гаметофитном апомиксисе. Сформулировано представление о многостадийном образовании агамного вида, становление которого выражается в последовательном возрастании ранга таксономической формы. Таксономические формы любой стадии становления агамного вида не соответствуют таксономическим формам биологического вида, но генезис самого агамного вида может завершаться трансформацией его в биологический вид. Анализируется возможность трансформации агамных видов в биологические. Это происходит при восстановлении хромосомной сбалансированности геномов как условия возврата неустойчивой апомиктической системы семенного размножения к облигатно половой. Апомиксис сам выступает фактором стабилизации генома, обеспечивая прохождение по разным путям семенного воспроизводства во всех возможных парных сочетаниях апо-, дипло- или эуспории, с одной стороны, и апозиготии или зиготии — с другой. Механизмами достижения хромосомной сбалансированности генома названы репарация, обмен участками хромосом, отдельными хромосомами или целыми их наборами. Сделан вывод о том, что даже у видов с генетической склонностью к апомиксису этот способ размножения проявляется преимущественно при хромосомной несбалансированности геномов. Чаще всего такое состояние является следствием гибридогенеза, полиплоидии и других сальтационных изменений структуры генома.

Ключевые слова: гаметофитный апомиксис, видообразование, агамный вид.

Гаметофитный апомиксис¹ у цветковых широко распространен (Хохлов и др., 1978; Петров, 1988; Рубцова, 1989; Carman, 1997). Во многих группах животных, особенно у беспозвоночных, обычен нередуцированный партеногенез, близкий ему по механизмам реализации и генетическим последствиям (Герхардт, 1937; Suomalainen, 1950, 1962; Иванова, 1978; Гиляров, 1982). Однако роль гаметофитного апомиксиса и нередуцированного партеногенеза в эволюции по-прежнему считается весьма незначительной. Чаще всего ее сводят к «стабилизации гибридности» (Darlington, 1932; Grant, 1981), «бегству от стерильности» (Darlington, 1939) или расширению адаптационных возможностей популяций и видов (Gustafsson, 1946, 1947; Мирошниченко, 1971; Петров, 1988). Лишь С. С. Хохлов (1946, 1950) высказывался о значительной роли апомиксиса в прогрессивной эволюции. Он считал, что апомикты, обладая рядом преимуществ и всеми основными признаками эволюционного прогресса, выделенными А. Н. Северцевым (1939), не только способны

¹ Гаметофитный апомиксис — семенное размножение у цветковых, происходящее со сменой поколений (спорофит—гаметофит—спорофит—...), но без смены ядерных фаз.

к образованию новых таксонов самого высокого ранга, но и в эволюционной перспективе вытеснят цветковых, став новым отделом растений — *Agamospermae*. По мнению Хохлова, в силу того, что в эволюции растений имеет место последовательная редукция гаметофитов, а апомикты представляют собой как раз формы с крайней их редукцией, появление апомиктов исторически закономерно, а господство их неизбежно.

Мнение остальных исследователей сводилось к тому, что апомиксис в принципе не может вести к образованию новых видов, аналогичных половым, и тем более таксонов надвидового ранга (Stebbins, 1950; Grant, 1981). По сути самое большее, что допускается в отношении апомиктических форм, — это их способность сохранять статус вида (Bara et al., 1999). По этим представлениям, апомиксис и амфимиксис не влияют на статус вида, но по-разному влияют на направление и скорость модификации генетического пула популяций. Апомиксис при этом рассматривается как наиболее благоприятный способ воспроизводства с точки зрения экономики популяций вида в относительно стабильных условиях среды при стабилизирующем отборе, в то время как амфимиксис, увеличивая изменчивость, оказывается более выгодным в меняющихся условиях при действии друптуривного отбора. Другими словами, и с этой точки зрения, амфимиксис способствует, а апомиксис препятствует видообразованию.

Однако, на наш взгляд, есть целый ряд оснований считать, что гаметофитный апомиксис может играть существенную роль, по крайней мере, в сальтационном видообразовании (Кашин, Куприянов, 1993; Кашин, 1998). Позднее в рамках гипотезы об асинхронной экспрессии дуплицированных генов как причине апомиксиса J. Carman (1997, 2000) также заключил, что апомиксис — не эволюционный тупик. По его мнению, апомиксис также может служить репродуктивно устойчивым эволюционным трамплином для происхождения нормальных палеополиплоидных половых видов и родов, которые характеризуются атипическими (полиспорическими или полиэмбрионными) схемами развития.

Камнем преткновения для признания этой точки зрения является ответ на вопрос о том, в состоянии ли апомиктическая форма стать облигатно половой. В этой связи в данной статье рассматриваются проблема вида при гаметофитном апомиксисе, последствия формообразования в агамных комплексах и возможности трансформации апомиктических форм в настоящие биологические виды через возврат к облигатно половому воспроизводству.

ПОСЛЕДСТВИЯ СИНТЕЗОГЕНЕЗА И КАРИОТИПИЧЕСКОЙ НЕСТАБИЛЬНОСТИ КАК ОБЯЗАТЕЛЬНЫХ АТРИБУТОВ ГАМЕТОФИТНОГО АПОМИКСИСА

Интенсивный формообразовательный процесс с участием гибридогенеза и полиплоидии — неременный атрибут гаметофитного апомиксиса. Хорошей иллюстрацией этого является фрагмент агамного комплекса *Pilosella*, исследованный нами в одном из районов Саратовской обл. Основу его составляют 4 вида, относящиеся к разным секциям рода (половой — *P. echioides* (Lum.) F. Schultz et Sch. Bip. и агамные — *P. officinarum* F. Schultz et Sch. Bip., *P. praealta* (V. ex G.) F. Schultz et Sch. Bip., *P. vaillantii* (Tausch) Soják.) (Кашин и др., 1999а). Процесс гибридогенного формообразования в агамокомплексе идет постоянно, но далеко не с одинаковой интенсивностью при гибридизации разных видов. В ценозах обнаружены растения гибридных комбинаций между всеми видами, которые представлены в них

(Кашин, 2000, Кашин и др., 2000а). Одни гибридные формы уже представляют собой локальные микровиды (*P. × officinarum-vaillantii*, *P. × officinarum-praealta*), другие — присутствуют в ценозе в виде многочисленных особей и клонов, но характеризуются неустойчивым морфотипом (*P. × vaillantii-praealta*), третьи — существуют в виде отдельных клонов (*P. × praealta-echioides*), четвертые — присутствуют в ценозе в виде одиночных растений как продуктов новых актов гибридизации без оставления жизнеспособного потомства (*P. × officinarum-echioides*). Половая форма в исследованном фрагменте агамокомплекса вносит гораздо меньший вклад в процесс гибридогенного формообразования, чем факультативно апомиктичная. Гибриды между половым видом и любым из агамных встречаются несравнимо реже, чем гибриды между агамными видами, и не образуют формы рангом выше клона.

Все выявленные гибридные формы имеют внутриценозное происхождение, т. е. нахождение их в данных ценозах не является следствием иммиграции. При этом каждая из выявленных гибридных комбинаций описана в литературе в качестве гибридогенного агамного вида, для которого указан ареал, чаще всего весьма обширный (Маевский, 1940; Юксип, 1960; Шляков, 1989). Но выявленные нами гибридогенные формы в своем генезисе прямо не связаны с описанными в литературе видами той же гибридной комбинации. Они явились продуктами независимых и многократных (даже в пределах локальных ценозов) актов гибридизации. Это дает основание полагать, что и каждый из большей части описанных в литературе агамовидов гибридогенной природы характеризуется множественностью происхождения и представляет собой комплексное образование, с точки зрения генезиса включаемых в них популяций искусственно объединяемое в единое целое. Спорадичность и многократность возникновения гибридных клонов одной комбинации в разных частях ареала родительских видов — одна из причин присущего им полиморфизма.

Во фрагменте агамного комплекса *Pilosella* в популяциях всех видов и исследованных межсекционных гибридов выявлена еще и сложная картина кариотипической изменчивости (Кашин и др., 2000б, 2003). При этом растения нескольких уровней плоидности встречались не только в пределах разных популяций одного вида или внутри одной популяции. Во всех популяциях апомиктичных форм до 60—80 % особей в условиях изоляции даже в пределах одного соцветия (корзинки) завязывали семена с зародышами разных уровней плоидности (от $2x$ до $4x$). В условиях свободного цветения в потомстве возрастал процент растений более высоких, чем в условиях изоляции, уровней плоидности.

Выявлено, что кариотипическая изменчивость в одних и тех же популяциях и в потомстве одних и тех же растений существенно варьирует по годам (Кашин, Куприянов, 1993). Это говорит о том, что в них в различные годы с различной частотой реализуются апомейоз (развитие нередуцированного мегагаметофита путем полного или частичного выпадения мейоза), эуспория (развитие редуцированного мегагаметофита при нормальном течении мейоза), апозиготия (развитие зародыша из яйцеклетки или других клеток мегагаметофита без оплодотворения, т. е. с выпадением стадии зиготы) и зиготия (развитие зародыша из оплодотворенной яйцеклетки) во всех возможных сочетаниях и что одни и те же популяции в зависимости от факторов внешней среды в состоянии вести себя то как преимущественно апомиктичные, то как преимущественно половые. При эуспории зачастую имеет место еще и некротная двум редукция числа хромосом.

В общих чертах сходная картина синтезогенеза и кариотипической изменчивости обнаружена в наших исследованиях и в популяциях видов *Chondrilla* (не-

опубликованные данные). При наблюдении в различных районах Саратовской и Волгоградской областей во всех случаях, когда местообитания популяций любых из 3 отмеченных видов (*C. juncea* L., *C. graminea* Bieb., *C. canescens* Kar. et Kir.) перекрывались, обязательно обнаруживались многочисленные гибридогенные производные, причем с непрерывным спектром переходов по всем признакам от одной крайней формы до другой. Первые 2 из 3 указанных видов вообще отмечены только в виде смешанных популяций. Оба вида размножаются факультативно апомиктично.

При свободном цветении в отношении кариотипической изменчивости исследовано потомство растений этих видов из двух удаленных друг от друга локальных ценозов. С разной частотой в обоих ценозах обнаружены растения плоидности $3x$, $4x$, $6x$ и $8x$. Миксоплоидные растения, которые встречались с частотой до 25 %, имели варьирующую в интервалах $3x-6x$, $3x-9x$, $4x-8x$ и $9x-15x$ плоидность. Кроме того, на триплоидном и гексаплоидном уровнях отмечено довольно значительное число анеуплоидов ($3x - 1$; $3x + 1$; $6x - 1$) (Кашин и др., 2003).

Близкая картина кариотипической изменчивости у апомиктов отмечена и другими авторами. Так, для популяций *Tripsacum dactyloides* показано, что смешанные колонии содержат набор цитотипов $2x-5x$ (Farquharson, 1954; Kindiger, Dewald, 1997). Диплоидные растения — половые, растения остальных уровней плоидности — факультативные апомикты. Они легко воспроизводятся при гибридизации цитотипов разных уровней плоидности с образованием различного типа гибридов (V_{II} , V_{III} и т. п.) со слиянием редуцированных, нередуцированных и нестабильных по уровню плоидности гамет в различных комбинациях.

Некоторые последствия этого процесса в отношении синтетогенеза и репродуктивного поведения видны на примере *Tripsacum andersonii* (Dewald, Kindiger, 1998). Результаты цитологического анализа показали, что этот вид является естественным межродовым гибридом и его генотип состоит из 64 хромосом ($2n = 3x = 54$ — хромосомы *Tripsacum* и $n = 10$ — хромосомы *Zea*). Основной способ размножения растений — вегетативный. Полученные из собранных в природе семян потомки были либо апомиктичными ($2n = 64$), либо являлись продуктами оплодотворения пылью *Tripsacum*, т. е. содержали $2n = 82$ хромосомы ($2n = 4x = 72$ — хромосомы *Tripsacum* и $n = 10$ — хромосом *Zea*).

Пример этот интересен именно тем, что новый гибридогенный вид находится в стадии становления. Эволюционная судьба этой гибридной формы остается еще слишком неопределенной в силу того, что преимущественным способом размножения растений у нее сохраняется вегетативное и высока вероятность ее полной элиминации. Но структура многих исследованных ранее агамных комплексов покрытосеменных прямо или косвенно указывает на то, что в их эволюции при участии гаметофитного апомиксиса имели место многочисленные факты возникновения полноценных гибридогенных видов. Подобные выводы напрашиваются при анализе структуры таких агамных комплексов, как *Crepis* (Babcock, Stebbins, 1938), *Antennaria* (Stebbins, 1941), *Rubus* (Gustafsson, 1946, 1947), *Poa* (Clausen et al., 1946), *Taraxacum* (Richards, 1973) и других. Есть все основания считать, что гибридогенную природу имеют такие апомиктичные роды, как *Bothriochloa* (Wet de, Harlan, 1970), *Tripsacum* (Galinat et al., 1964); *Hieracium* и *Pilosella* (Кашин, 2000), *Calamagrostis* (Nygren, 1962; Цвелёв, 1987; Камелин, 1997) и т. п. Анализ структуры некоторых из них мы проводили ранее (Кашин, 1999а; Кашин, 2000).

В пределах агамных комплексов формообразование зачастую носит очень сложный сетчатый характер. Как говорилось выше, апомиктичные популяции одной и той же гибридной комбинации в пределах ареала одного гибридогенного вида и да-

же в локальных ценозах возникают многократно и независимо (Bayer, 1987, 1996; Cambbel, Dickinson, 1990; Kellogg, 1990; Кашин, 2000). Много примеров того, как большое число апомиктичных видов одного рода в прошлом возникали при гибридизации различных видов этого же рода. Так, виды одной из секций рода *Crepis* с основным числом хромосом, равным 11, в которой сконцентрированы все агамоспермные виды рода, возникали при гибридизации различных 8-хромосомных и 14-хромосомных половых видов этого же рода (Babcock, Stebbins, 1938). Более того, различные виды одного гибридогенного рода с участием апомиксиса возникают и при гибридизации различных видов двух самостоятельных родов. Так, например, происхождение различных видов апомиктичного рода *Calamagrostis* предполагается в результате гибридогенеза между различными видами рода *Agrostis*, с одной стороны, и *Trisetum* — с другой (Камелин, 1997).

Таким образом, на всех трех указанных уровнях (внутривидовом, межвидовом и межродовом) при участии агамоспермии возникновение множества гибридогенных форм происходит не в результате единственного акта гибридизации и последующего расщепления форм, а как следствие независимых актов гибридогенеза. Ранг образующихся форм при этом, вероятно, во многом определяется степенью родства гибридизирующих форм, т. е. межвидовая гибридизация приводит к образованию форм видового ранга, межродовая — к образованию форм родового ранга. Вполне вероятно сальтационное возникновение с участием гаметофитного апомиксиса и форм еще более высокого ранга (семейство, порядок, подкласс или класс), причем половое размножение таких гибридных форм представляется в принципе невозможным из-за крайней хромосомной несбалансированности их генома, единичности гибридных особей и их несовместимости с особями родительских форм.

В последнее время стало очевидным (подтверждается молекулярными данными) что и многие, если не большинство, полиплоидных таксонов имеют множественное происхождение (Soltis, Soltis, 1993).

О том, что характер кариотипической изменчивости, подобный вышеописанному, присущ большинству видов цветковых, у которых встречается гаметофитный апомиксис, также говорят следующие факты:

а) обнаружение у многих апомиктов циклов перехода по уровням плоидности типа « $2x-4x-2x$ » (Wet de, Harlan, 1970; Savidan, 1982), « $2x-3x-2x$ » (Richards, 1970; Nijs den, Sterk, 1984; Morita et al., 1990; Morita, 1994), « $4x-2x-4x$ » (Asker, 1970a, b, 1971, 1977) и т. п.;

б) присутствие в популяциях многих апомиктичных видов 2 и более уровней плоидности (Akther et al., 1993; Morita, 1994; Masci, 1995; Kindiger, Dewald, 1997; Schmelzer, Renno, 1997; Horandl et al., 1997) или длинных анеуплоидных рядов (Akerberg, 1941; Gustafsson, 1946; Nygren, 1951; Löve, 1952; Freter, Brown, 1955);

в) наличие рас или цитотипов разного уровня плоидности у одного и того же вида с половым воспроизводством на четных уровнях плоидности и апомиктичным — на нечетных (Gadella, 1988, 1991).

С полным основанием можно говорить о том, что при гаметофитном апомиксисе всегда реализуется особый механизм перехода растений в ряду поколений в сторону увеличения и в сторону уменьшения уровня плоидности (Кашин, 2000).

Безусловно, эти переходы по уровням плоидности и гибридогенез в популяциях апомиктичных форм не реализуются независимо друг от друга, а находятся в сложной взаимосвязи. В большей мере как раз широта кариотипической изменчивости в популяциях и в потомстве отдельных растений указывает на степень их гибридности, степень родства гибридизировавших форм, время возникновения и степень стабилизированности гибридов. С этой точки зрения, чем выше хромосомная ста-

бильность формы, тем эта форма чище или стабилизированнее как гибридная форма. Напротив, высокий уровень анеу- и миксоплоидии указывают на недавнее происхождение формы путем синтезогенеза.

Тесная корреляция между апомиксисом, полиплоидией и гибридогенезом у покрытосеменных известна давно. В пределах многих апомиктичных родов, секций и видов выявлены полиплоидные ряды; например, у рода *Taraxacum* секции *Palustria* (Malecka, 1973), у видов *Pilosella officinarum* (Turesson, Turesson, 1960), *P. aurantiacum* (Skalinska, 1967), *P. pratense* (Skalinska, Kubien, 1972). В отдельных исследованиях была показана внутривидовая кариотипическая изменчивость, по крайней мере, реализующаяся с участием анеуплоидии (Löve, 1952). Кариологический полиморфизм в виде анеуплоидных рядов отмечали и в потомстве отдельных растений; например, у ряда видов *Poa* (Akerberg, 1941; Жиров, 1970; Мирошниченко, 1982), а в популяциях или в пределах вида — у *Bouteloua curtipendula* (Gould, Kapadia, 1962, 1964), *Potentilla gracilis* (Clausen et al., 1939), *Poa pratensis* и *P. palustris* (Löve, 1952). И гибридогенез (Ernst, 1918), и полиплоидию (Thomas, 1940) в свое время даже рассматривали в качестве причин возникновения апомиксиса у цветковых (Рубцова, 1989).

Но, насколько нам известно, реальные масштабы синтезогенеза при гаметофитном апомиксисе ранее не выявлялись. Роль гаметофитного апомиксиса в видообразовании или образовании таксонов надвидового ранга отрицалась. Не демонстрировалась и динамика кариотипической изменчивости, как следствие переходов по нескольким уровням плоидности в обоих направлениях в различные годы в границах одних и тех же локальных апомиктичных популяций и в потомстве отдельных растений. Такой подход позволяет, на наш взгляд, по-иному взглянуть на формообразовательный потенциал и возможную роль гаметофитного апомиксиса в эволюции.

НЕУСТОЙЧИВОСТЬ ГАМЕТОФИТНОГО АПОМИКСИСА И ВОЗМОЖНОСТЬ ВОЗВРАТА АПОМИКТИЧНЫХ ФОРМ К ОБЛИГАТНОМУ АМФИМИКСИСУ

Как уже отмечалось, у гаметофитных апомиктов на двух узловых стадиях воспроизводства (формирование инициальных клеток мегагаметофита и зародыша) даже в пределах локальных популяций и в репродуктивной сфере отдельных растений с определенной частотой реализуются все возможные варианты путей семенной репродукции (эуспория или апомейоз, зиготия или апозиготия). При эуспории зачастую имеет место некротная редукция числа хромосом (вероятно, за счет асимметричного мейоза). В популяциях одной и той же апомиктичной формы частота реализации того или иного пути семенной репродукции существенно варьирует по годам, вплоть до почти полного подавления половой или апомиктичной компоненты. Следовательно, при гаметофитном апомиксисе на двух узловых стадиях воспроизводства (спорогенез и зиготогенез) идут столь динамичные процессы, что в каждом конкретном случае определяется, какой тип мегагаметофита — эуспори-ческий или апомейотический будет сформирован, и, следовательно, разовьется зародыш зиготический или азиготический.

Но если даже при хромосомной несбалансированности генома у апомиктов хотя бы в части случаев, а при хромосомной сбалансированности — почти всегда, полноценный мейоз реализуется, значит, он и для них является основным путем, в то время как апомейоз — вынужденным отклонением, реализующимся при невозможности или аномальности течения мейоза. То же самое, вероятно, можно сказать

и в отношении реализации у покрытосеменных оплодотворения как основного пути и партеногенеза как вынужденного отклонения в индукции развития инициальных клеток зародыша.

Не исключением, вероятно, являются и партеногенетические животные. У них тесная связь партеногенеза с гибридизацией и полиплоидией, приводящая к хромосомно несбалансированным геномам, также отмечена давно (Астауров, 1969; Cole, 1980; Lokki, Saura, 1980). Правда, у животных из-за механизма хромосомного определения пола возможности гибридогенеза и полиплоидии видятся сильно ограниченными. Поэтому внимание исследователей было больше приковано к зависимости проявления партеногенеза у них от уровня гетерозиготности, а не от хромосомной несбалансированности геномов. Результаты, полученные на тутовом шелкопряде (Астауров, 1973; Алтухов, Клименко, 1978), пяденицах (Harrison, Peacock, 1926), ветвистоусых рачках (Бараускине и др., 1985), показывают, что высокий уровень гетерозиготности является генетической предпосылкой партеногенеза. Действительно партеногенетические формы характеризуются высоким уровнем гетерозиготности, в большинстве случаев значительно превосходящим таковой у родственных им половых форм (White, 1970; Бараускине, 1983). При этом высокий уровень гетерозиготности, приводя, вероятно, к нарушению электростатически сбалансированного состояния молекул ДНК (Суходолец, 1998), создает сложности в нормальном течении мейоза.

Факт неперменной факультативности гаметофитного апомиксиса (Clausen, 1954; Skalinska, 1971; Gadella, 1972; Asker, 1979; Nogler, 1984; Asker, Jerling, 1992; Mazzucato et al., 1996; Кашин, 1999б; Grossniel et al., 2001), проявления его преимущественно у форм с хромосомной несбалансированностью генома (Рубцова, 1989; Nassar, 1994; Pazy, 1998; Кашин, 2000) да еще с различной частотой проявления по годам (Кашин и др., 2003), говорит о том, что гаметофитный апомиксис является нестабильной системой размножения. Но как всякая система с неустойчивыми параметрами, она должна иметь тенденцию достижения состояния устойчивости. Таким устойчивым состоянием для систем семенного воспроизводства видится только облигатно половое размножение.

Одним из главных препятствий на пути к устойчивому состоянию системы семенного размножения у цветковых растений при этом является, вероятно, хромосомная несбалансированность генома. В пользу этого говорит то, что, с одной стороны, подавляющее число исследованных апомиктичных форм в природе имеют хромосомно несбалансированные геномы (гибридной природы, нечетного, высокого или некратного основному числу уровня плоидности) (Рубцова, 1989; Nassar, 1994; Pazy, 1998), а, с другой, вторично половые виды в агамных комплексах — непременно четные полиплоиды или дигаметоиды. О том же говорит и корреляция между способом семенного размножения и степенью хромосомной сбалансированности геномов, обнаруженная в природных популяциях целого ряда объектов, таких как виды секции *Ruderalia* рода *Taraxacum* (Richards, 1970; Nijs den, Sterk, 1984; Morita et al., 1990; Menken et al., 1995), *Pilosella officinarum* (Gadella, 1988, 1991), многие виды *Calamagrostis* (Nygren, 1981). Картина, выявленная при этом, по сути одна и та же: у форм четных уровней плоидности обнаружена склонность к облигатно половому воспроизводству, у форм нечетных уровней плоидности — к факультативно апомиктичному.

Стереотип представлений о невозможности образования полноценных биологических видов из апомиктичных форм сложился именно из-за недопустимости их возврата к облигатному амфимиксису. Поэтому максимальным результатом формообразования в пределах агамных комплексов видится лишь агамоспермный мик-

ровид (Darlington, 1932; Stebbins, 1950; Wet de, Harlan, 1970; Grant, 1981). Этому представлению противоречит то, что:

1) у цветковых абсолютное большинство апомиктичных видов псевдогамны (Grant, 1981), т. е. процесс опыления и одинарного оплодотворения у них реализуется, что сохраняет возможность возврата и к полноценному двойному оплодотворению;

2) в силу факультативности апомиксиса у цветковых с определенной частотой (временами высокой) полноценный половой процесс реализуется;

3) в агамных комплексах нередко полиплоидные половые виды, которые могли возникнуть из агамоспермных видов;

4) на примере животных доказана возможность образования биологических видов при участии механизмов нередуцированного партеногенеза (Боркин, Даревский, 1980).

Как уже отмечалось, несмотря на интенсивные исследования и очевидность широты распространения гаметофитного апомиксиса у покрытосеменных, до настоящего времени не известно ни одного достоверного случая обнаружения его в облигатной форме. При этом отсутствие облигатно апомиктичных форм не может быть объяснено медленно реализующимся преимуществом полового размножения перед партеногенезом или апомиксисом при отборе (Maynard Smith, 1978) или смесью форм естественного отбора (Жиров, 1972). Скорее, это свидетельствует о том, что в популяциях частота проявления гаметофитного апомиксиса связана не столько (или вовсе не) с фактором естественного отбора, сколько с эпигенетическими регуляторными механизмами определения пути семенного воспроизводства в каждом поколении. Медленно реализующееся преимущество полового размножения должно проявляться лишь на длительных отрезках времени и в принципе не может вести к резким колебаниям частоты апомиксиса в популяциях растений. Однако наши результаты, о которых речь шла выше, говорят о том, что даже в локальных популяциях видов агамного комплекса имеют место именно резкие колебания частоты апомиксиса в различные годы и зачастую у одних и тех же растений.

Кариотипическая изменчивость, наблюдающаяся у апомиктов в потомстве, полученном из семян одного изолированного соцветия, также указывает на то, что причиной динамизма в реализации тех или иных путей семенной репродукции у них является не генетическая разнородность материала, а зависимость выбора пути семенной репродукции от факторов физиологической регуляции.

Факты в пользу того, что динамика проявления апомейоза находится в сильной зависимости именно от физиологической регуляции и от факторов внешней среды (фотопериода, температуры и т. п.), неоднократно были получены ранее при исследовании апомиктов в экспериментальных условиях и в природных популяциях (Nygren, 1946; Knox, 1967; Frost, Soost, 1968; Saran, de Wet, 1976; Brix, 1977; McWilliam et al., 1978; Dujardin, Hanna, 1983; Cox, Ford, 1987; Hussey et al., 1991; Gounaris et al., 1991; Peel et al., 1997).

На примере апомиктичных *Taraxacum* и *Hieracium* показано, что частота апомиксиса, выявленная цитозмбриологически, существенно ниже той, которая обнаруживается по завязываемости семян (Кашин, Чернышова, 1997). Очевидно, что к моменту цветения далеко не во всех цветках нередуцированные гаметы индуцируются к партеногенетическому развитию, т. е. остается возможным их оплодотворение с образованием форм более высокой, чем у родительских растений, пloidности. Подобное уже отмечалось для апомиктичных *Taraxacum* sect. *Palustria*, у которых весной фактически во всех цветках наблюдалось преждевременное развитие зародыша до цветения, а к осени возрастала частота семязачатков без преждевременной эмбрионии (Maleska, 1973). У последних возрастали шансы на оплодотво-

рение. Кариотипическая изменчивость, обнаруженная в пределах локальных популяций и в потомстве отдельных растений у различных видов сем. *Asteraceae* (Кашин и др., 2000б, 2003) или у *Tripsacum dactyloides* (Berthaud et al., 1995; Kindiger, Dewald, 1997), оказывается возможной и благодаря развитию в части случаев оплодотворенных, а в другой части — неоплодотворенных гамет. Следовательно, и на стадии активации мегагамет к развитию у апомиктов в зависимости от внешних условий с той или иной частотой реализуются как апозиготия, так и зиготия.

На прямую зависимость проявления гаметофитного апомиксиса от фототермальных условий показывает и повышенная встречаемость апомиктов в родах растений с сильной фотопериодической реакцией, выявленная Carman (2000). При анализе довольно обширного списка видов растений, у которых исследована фотопериодическая реакция (Thomas, Vince-Prue, 1997), он обнаружил, что частота встречаемости гаметофитного апомиксиса среди родов с сильной фотопериодической реакцией в 11 раз выше, чем можно было ожидать в случае независимости апомиксиса от фототермальных условий.

Исторически возникновение апомиктов связывают с относительно недалеким прошлым (Stebbins, 1971) и приурочивают к последнему (8—20 тысячелетий назад) или нескольким более ранним ледниковым периодам (Nygren, 1946; Richards, 1973; Campbell, Dickinson, 1990; Kellogg, 1990; Bayer, 1996; Carman, 2000). Наиболее убедительной выглядит точка зрения о том, что причиной перехода отдельных групп покрытосеменных к гаметофитному апомиксису при этом не могли быть мутации. Неоднократно уже высказывалось сомнение в существовании каких-то специфических генов формирования апо- или диплоспорических зародышевых мешков (Ellestrum, Zagorcheva, 1977; Kashin, 1992; Кашин, Куприянов, 1993; Carman, 1997, 2000). Причиной их образования, скорее всего, являются эпигенетические нарушения, явившиеся следствием несогласованного взаимодействия двух родительских геномов в гибридной комбинации (Ellestrum, Zagorcheva, 1977) и выражающиеся в изменении пространственных и временных параметров градиентов физиологически активных веществ и компетентности отдельных клеток в семяпочках (Kashin, 1992; Willemse, Naumova, 1992; Кашин, Куприянов, 1993; Dickinson, 1994). Однако из этого следует, что при устранении причины данных физиологических нарушений, т. е. при достижении хромосомно сбалансированного состояния, апомикты в виде отдельных растений или значительного их числа должны спонтанно переходить к облигатно половому воспроизводству. Это может происходить множественно и в разных частях ареала родительской апомиктической формы, вплоть до полного возврата к облигатному амфимиксису как устойчивому состоянию системы семенного воспроизводства с трансформацией агамовида в биологический вид. Существенное изменение условий обитания (фотопериода, температуры и т. п.) в границах или при расширении ареала апомиктической формы может благоприятствовать такому переходу.

Мы уже высказывали ранее (Кашин, 1998) доводы в пользу того, что половой процесс и мейотический рекомбиногенез являются барьерами на пути выхода за границы внутривидового полиморфизма. Быстрый выход за границы изменчивости, «разрешенной» селективным ситом полового процесса, очевидно, предполагает выполнение двух обязательных условий. С одной стороны, требуется резкое и крупное преобразование генома, не позволяющее восстановить его хромосомную или генную сбалансированность в ходе первого же цикла полового воспроизводства во время репарации и рекомбинации, а с другой — возможность воспроизводства носителей такой изменчивости в ряду поколений. Механизмами реализации первого условия могут, в частности, выступать гибридогенез, анеуплоидия, нечет-

ная полиплоидия, крупный трансгенез, крупная хромосомная перестройка и т. п. Выполнение второго условия представляется возможным преимущественно при временном или частичном исключении мейоза и полового процесса из цикла воспроизводства. Это достижимо при переходе на унипарентальные формы размножения, т. е. формы размножения, происходящие при участии одного родителя. Нам представляется наиболее правдоподобной из всех известных точек зрения на функциональную роль кроссинговера гипотеза о том, что он является механизмом воссоздания электростатически сбалансированного состояния молекулы ДНК, нарушаемого разнообразными мутациями (Суходолец, 1998).

Однако последствия такого перехода с точки зрения возможности возврата к облигатно половому воспроизводству в зависимости от формы унипарентального размножения будут различны. Бесполое (называемое у растений вегетативным) размножение при значительных нарушениях в мейозе, связанных с сальтационным изменением генома, само будет тяготеть к облигатности. Это неизбежно уже потому, что при бесполом размножении воспроизводство осуществляется с полным участием процессов и структур, связанных с реализацией полового размножения и мейоза. В силу этого отсутствие пресса отбора будет вести лишь к усугублению нарушений в мейозе и в развитии генеративных структур, а значит, и к невозможности хотя бы частичной реализации полового процесса и возврата к нему в последующих циклах воспроизводства. А облигатное бесполое размножение, как известно, ведет к относительно быстрому вырождению формы, вероятно, именно из-за того, что при нем из цикла развития исключаются мейоз и связанные с ним процессы репарации и рекомбинации. Поэтому мутационные изменения ничем не сдерживаются, накапливаясь в ряду поколений. В силу того, что подавляющее большинство их составляют неблагоприятные мутации, это ведет к прогрессивному снижению жизнеспособности и в конце концов — к вырождению формы.

Из унипарентальных форм размножения лишь гаметофитный апомиксис, или нередуцированный партеногенез, в случае возникновения хромосомной несбалансированности генома в состоянии обеспечить условия длительного воспроизводства особей в ряду поколений с возможностью возврата к полноценному половому размножению. В его реализации участвуют клетки мегагаметофита и их онтогенетические предшественники, а при псевдогамном апомиксисе — и клетки микрогаметофита.

При этом, безусловно, гаметофитный апомиксис генетически детерминирован. Но в основе эпигенетической реализации его детерминант, скорее всего, лежит создание соответствующих градиентов физиологически активных веществ в семязачатке и комплиментарности к ним отдельных клеток (Kashin, 1992; Willemse, Naumova, 1992; Кашин, Куприянов, 1993; Dickinson, 1994). В районе археспориальных клеток складываются условия, при которых оказывается возможным развитие нового организма с той или иной степенью исключения мейотических делений и (или) процесса оплодотворения. Реализуются же эти условия преимущественно (или исключительно) в случае невозможности нормального течения мейоза, т. е. лишь при значительном нарушении хромосомной или генной сбалансированности генома.

Таким образом, проявление гаметофитного апомиксиса, вероятно, носит системный характер и есть следствие стечения 4 обстоятельств: 1) условия внешней среды; 2) физиологическое состояние в области мегагаметофита и его окружении; 3) сочетание генетических детерминант, обуславливающих это физиологическое состояние; 4) хромосомная несбалансированность генома. Иными словами, даже при генетической или эпигенетической обусловленности гаметофитный апомиксис не проявляется фенотипически до тех пор, пока хромосомная сбалансированность генома не нарушится настолько, что окажется не в состоянии быть восста-

новленной за счет репарации и рекомбинации. Чаще всего это нарушение происходит по причине отдаленной гибридизации, крупного трансгенеза, потери части генома или увеличения его за счет полиплоидии или анеуплоидии.

К нашей точке зрения о причинах перехода половых видов к гаметофитному апомиксису и о возможности возникновения половых видов на основе агамных довольно близка гипотеза об асинхронной экспрессии дублированных генов как причине апомиксиса (Carman, 1997, 2000). В рамках этой гипотезы обосновано, что апомиксис может возникать только в диплоидных гибридах, междурасовых ауто- и аллополиплоидах (Carman, 2000), т. е. при хромосомно несбалансированных геномах. По мнению автора, вторично диплоидизированное состояние, к которому со временем приходит хромосомно несбалансированный геном апомиктов, может приводить к образованию новых палеополиплоидных половых видов. И хотя в деталях эта гипотеза значительно отличается от нашей, конечные выводы автора в целом сходны. В ней так же акцент перенесен на эпигенетический механизм детерминации гаметофитного апомиксиса.

Все вышеизложенное позволяет предполагать, что апомиксис — это путь преодоления «трудностей» реализации мейоза, возникающих в связи с крупными преобразованиями генома, значительно нарушающими его хромосомную сбалансированность, с производством потомства на базе семенного размножения. Его генетическая и эпигенетическая природа неоднозначна. В подтверждение этого достаточно вспомнить, что кроме митотической диплоспории, диспλοspории с частично нарушенным мейозом и различных форм апоспории известны еще и формы апомиксиса с нормальным течением мейоза, но восстановлением нередуцированного числа хромосом за счет предмейотического или постмейотического эндомитоза (Nogler, 1984). Они известны у апомиктичных форм, половые сородичи которых имеют тетраспорический (Okabe, 1932; Battaglia, 1946, 1950; Fagerlind, 1946, 1947; D'Amato, 1949) или биспорический (Hakansson, 1951; Hakansson, Levan, 1957; Muntzing, 1958; Bremer, 1963; Dopp, 1967; Izmailov, 1976) типы развития зародышевых мешков.

С переходом на гаметофитный апомиксис начинают реализовываться все возможные пути семенного воспроизводства вследствие чрезвычайной зависимости пути реализации семенного воспроизводства от физиологических факторов регуляции экзо- и эндогенной природы. Хромосомно несбалансированные апомикты (нечетной плоидности, анеуплоиды, с неродственными геномами и т. п.) в ходе многократных прохождений по различным путям семенного воспроизводства в состоянии постепенно хромосомно сбалансировать геном. Но этот геном оказывается иным, чем у исходной формы до перехода на апомиксис.

В том и состоит уникальность апомиктичной системы семенного размножения, что растения получают возможность и воспроизводиться в ряду поколений, и постепенно достичь хромосомной (за счет некротной редукции числа хромосом), генной конверсии, обмена негомологичными участками ДНК, слияния гамет разных уровней плоидности и разной степени родства. При достижении такой сбалансированности генома оказывается возможным возврат к облигатному амфимиксису как устойчивой системе семенного воспроизводства.

Таким образом, факультативный гаметофитный апомиксис, по нашему мнению, является не только механизмом выхода за границы «разрешенной» мейотическим рекомбиногенозом изменчивости, но и механизмом воссоздания хромосомной сбалансированности генома. При этом восстановление хромосомной сбалансированности генома происходит за счет половой компоненты, а апомиктичная компонента позволяет воспроизводиться в ряду поколений особям и формам с хромосомно несбалансированными геномами.

Из вышеизложенного следует, что гаметофитный апомиксис реализуется у формы до тех пор, пока не произойдет восстановление хромосомной сбалансированности генома. При этом процессы, идущие в системах размножения апомиктичных форм, предельно сложны. Например, если даже часть особей факультативно апомиктичной формы восстанавливает хромосомную сбалансированность генома, то остальные продолжают оставаться в состоянии хромосомной несбалансированности генома. Поэтому при изучении таких популяций и форм вычленение апомиктичной или амфимиктичной составляющей оказывается чрезвычайно сложным или невозможным. Процесс усложняется еще и вторичным нарушением хромосомной сбалансированности генома за счет продолжающейся гибридизации или новых раундов полиплоидии, анеуплоидии и т. п. Форма попадает как бы в порочный круг, из которого по сугубо эндогенным причинам выйти оказывается не в состоянии.

Но это не означает, что хромосомно сбалансированные геномы обречены в пределах апомиктичных популяций на неизбежное и скорое разрушение. Они в состоянии воспроизводиться в чистоте сколь угодно долго за счет предпочтительной панимиксии. Гибридогенные и чистые формы сосуществуют, если только оказываются конкурентно способными по отношению друг к другу.

Вероятно, окончательное «слово» оказывается за устойчивым изменением внешних факторов, делающим невозможным реализацию условий, позволяющих обойти мейоз. Если это происходит, остается только та составляющая популяций, которая на тот момент оказывается с хромосомно сбалансированным геномом. Таким образом, по всей видимости, и возникают новые биологические виды на базе апомиктичных форм.

Это напоминает эволюционную математическую модель (Bengtsson, Ceplitis, 2000), по которой баланс между сексуальным и асексуальным размножением у растений устанавливается в меняющихся условиях внешней среды, когда приспособленность растений с различными системами размножения изменяется по годам. При стабилизации этих условий у растений, близких друг другу по комплексу признаков, т. е. по приспособленности, но различающихся системой семенного размножения (апомиксис — амфимиксис), развитие будет идти в сторону доминирования одной из систем размножения.

ПРОБЛЕМА ВИДА И ЕГО СТРУКТУРЫ ПРИ ГАМЕТОФИТНОМ АПОМИКСИСЕ

В теории эволюции под видом понимается наименьшая неделимая генетически устойчивая система в живой природе с многоуровневой иерархией. Так как истинно генетически устойчивыми системами в синтетической теории эволюции считаются только биологические виды, то и под видообразованием чаще всего понимается процесс образования именно таких видов. Под биологическим видом понимается совокупность популяций амфимиктичных особей, способных к скрещиванию с образованием плодового потомства, населяющих определенный ареал, обладающих рядом общих морфофизиологических признаков и репродуктивно изолированных от других таких же групп особей (Яблоков, Юсуфов, 1989).

У унипарентальных организмов, в частности у апомиктов, как известно, возникают большие сложности с приложением категории вида. Более или менее удовлетворительно решить проблему вида у них до последнего времени не удастся. Реальность вида у апомиктичных растений чаще всего не признается (Babcock, Stebbins,

1938; Комаров, 1940; Gustafsson, 1946; Stebbins, 1950; Тихомиров, 1967; Grant, 1981), либо признается с целым рядом оговорок (Bara et al., 1999). И хотя это касается, прежде всего, облигатно апомиктичных форм растений, проблема реальности вида не менее остро стоит и в отношении факультативно апомиктичных форм агамных комплексов, у которых видовая проблема может быть решена только частично (Grant, 1981). Распад видовой организации и при факультативном апомиксисе налицо. Так что становящееся все более очевидным представление об отсутствии в природе облигатных форм гаметофитного апомиксиса не снимает остроты вопроса о реальности вида у апомиктов или об определении видов как таксономических единиц в естественных агамных комплексах.

Вместо категории биологического вида в отношении таких групп применяют категорию апомиктичного микровида. При этом микровиды определяются как популяции, принадлежащие к преимущественно унипарентальным группам растений, в общем довольно однородным и лишь незначительно отличающимся одна от другой морфологически (Grant, 1981). Но сразу следует сказать, что такое определение микровида вряд ли можно считать удовлетворительным или универсальным в приложении ко всем апомиктичным формам. Ведь одна из характерных черт, свойственная таким формам, — их разноуровневость. Ранг апомиктичных форм варьирует от локальных микровидов, по размеру действительно не превышающих размеры локальной популяции и слабо морфологически различающихся, до широко распространенных апомиктичных форм, морфологически отчетливо различающихся по комплексу признаков от других таких форм. Этот факт указывает на то, что термин «микровид» в приложении к апомиктам охватывается целый ряд разноуровневых таксономических форм. Поэтому видится необходимым вернуться к попытке G. Turesson (1926, 1929) разработать систему единиц классификации апомиктичных форм, аналогичную системе внутривидовых таксонов различного ранга биологического вида.

Многочисленность и разный уровень апомиктичных форм в агамных комплексах являются следствием постоянно идущего в них интенсивного сальтационного (прежде всего, синтезогенетического) формообразования. Мы уже обосновывали ранее точку зрения о том что интенсификация формо- и видообразовательного процесса происходит у покрытосеменных именно при дестабилизации половой системы семенного размножения и установлении динамического равновесия амфи- и апомиксиса (Кашин, Куприянов, 1993; Кашин, 1998). Гибридогенез, полиплоидия и иные сальтационные изменения генома приводят при этом к созданию сложного комплекса форм, носящего название агамного комплекса. При этом формы в агамном комплексе в силу одновременности их возникновения, различной степени морфологической обособленности, а также различной степени приспособленности и жизнеспособности оказываются разноуровневыми. Наиболее морфологически отличные, приспособленные и конкурентоспособные постепенно расширяют свой ареал, превращаясь, таким образом, в хорошо отдифференцированные апомиктичные формы с большим ареалом.

Переход таких форм на любом этапе становления от равновесного состояния апо-амфимиксиса к облигатному половому воспроизводству означал бы превращение их в настоящие биологические виды.

При этом облигатно половые виды агамных комплексов, несомненно, настоящие биологические виды, но апомиктичные — это промежуточные формы, находящиеся в состоянии интенсивного становления и в силу этого генетически неустойчивые. Поэтому, по нашему мнению, они в принципе неопределимы до конца в отношении их числа, границ их ареалов и совокупности диагностирующих при-

знаков. Стабилизация же форм на уровне биологических видов как генетически устойчивых систем возможна только при возврате к облигатно половому воспроизводству, так как высокий уровень панмиксии имеет первостепенное значение для поддержания морфологического единства, а значит, и единства вида. В противном случае неизбежно происходит увеличение разнообразия форм и распад видовой структуры. Это вынуждает признать, что и морфологическая концепция вида, призванная снять трудности в приложении категории вида ко всем формам живого (Гриценко и др., 1983), не может решить до конца вопрос о реальности вида у апомиктов или об определении видов как таксономических единиц в естественных агамных комплексах. На наш взгляд, он в принципе не разрешим у них по причине интенсивно идущего формообразовательного процесса сальтационного характера и, как следствие, неизбежного распада единства структуры вида.

Но увеличение изменчивости сальтационного характера вовсе не означает мгновенности образования форм и видов в окончательном варианте. Как и в отношении аллопатрического видообразования, теория которого на сегодняшний день наиболее полно разработана, в отношении любых иных типов видообразования (в том числе и симпатрического сальтационного) справедливо представление о многостадийности этого процесса. Различия состоят лишь в длительности той или иной стадии образования вида и, прежде всего, в скорости прохождения начальных стадий дивергенции. При этом стадийность становления вида выражается в последовательном возрастании ранга таксономической формы. Формообразовательный процесс, суть которого состоит в образовании внутривидовых таксонов различного ранга (Тимофеев-Ресовский и др., 1977), в конечном счете и приводит к образованию новых видов, а внутривидовые таксоны различного ранга представляют собой последовательные стадии видообразования (Майр, 1947; Грант, 1991). Это справедливо, на наш взгляд, для всех типов видообразовательного процесса.

В качестве внутривидовых таксонов у бипарентально размножающихся растений обычно выделяют (в порядке возрастания таксономической категории) биотипы, популяции, экотипы и подвиды (см. рисунок, *а*) (Яблоков, Юсуфов, 1989).

Под биотипом при этом понимают недолговечные группы особей внутри популяции, объединенные более тесным генетическим родством, т. е. элементарную структуру популяции, внутри которой реально в течение одного поколения происходит обмен генами (Воронцов, 1999). Другими словами, под биотипом понимают локальную популяцию, т. е. сообщество, внутри которого происходит свободное скрещивание (Майр, 1974).

Под популяцией обычно понимают совокупность особей определенного вида, в течение достаточно длительного времени (большого числа поколений) населяющих определенную территорию, внутри которой практически осуществляется та или иная степень панмиксии, нет заметных изоляционных барьеров и которая отделена от соседних таких же совокупностей особей данного вида той или иной степенью давления тех или иных форм изоляции (Тимофеев-Ресовский и др., 1977). При этом, как следует из приведенных выше определений, ни биотипы, ни популяции не характеризуются морфологическими отличиями друг от друга, если они принадлежат к одному экотипу или подвиду.

Под экотипом понимают таксономическую категорию, применяемую для обозначения хорошо обособленных в экологическом, а иногда и морфологическом отношении групп организмов внутри вида или подвида (Словарь..., 1984). Таким образом, морфологическое обособление экотипов друг от друга также не является обязательным. Основным критерием выделения экотипа является его экологическая обособленность.

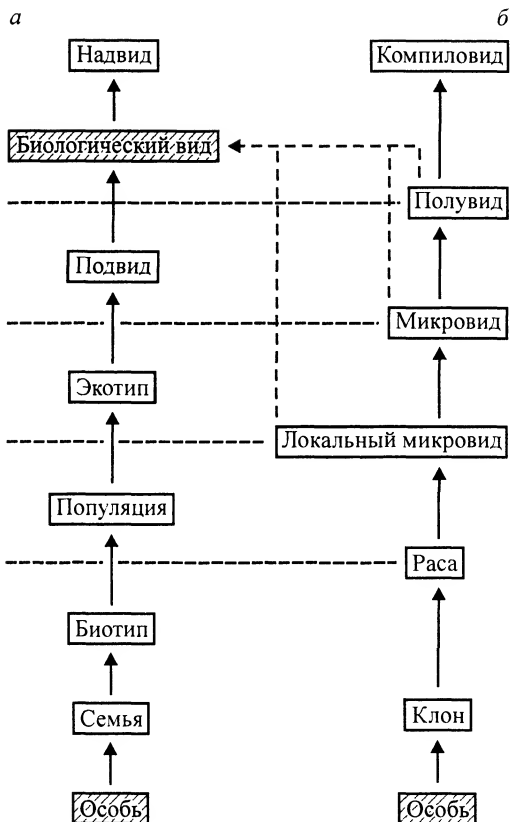
Схема строения биологического (Баранов, 1986, с измен.; цит. по: Яблоков, Юсуфов, 1989) (а) и агамного (б) видов как многоуровневой системы у покрытосеменных.

Жирными сплошными стрелками показано направление возрастания ранга внутривидовой категории. Жирной пунктирной стрелкой показано превращение апомиктичной формы в биологический вид в случае перехода к облигатно половому воспроизводству. Большая часть таксономических категорий агамного вида занимает промежуточное положение по рангу между соответствующими таксономическими категориями биологического вида (показано тонкой пунктирной линией).

Под подвидом понимают таксономическую категорию, объединяющую совокупность особей, являющихся частью видовой группы, и представленную географически обособленными популяциями, в которых все или большинство особей отличаются одним или несколькими морфологическими признаками от особей других популяций того же вида (Словарь..., 1984). Следовательно, обязательным критерием выделения подвида является не только его географическое обособление, но и обособление по одному или нескольким морфологическим признакам. Из всех внутривидовых таксонов только этот характеризуется обязательной морфологической обособленностью.

Но в отношении апомиктичных форм в силу своеобразия у них формообразовательного процесса эта градация на внутривидовые таксоны оказывается трудно приложимой, а, скорее, вовсе неприменимой. Однако и свести все к понятию «микровида» в силу очевидной разноразмерности апомиктичных форм неоправданно. Поэтому видится целесообразным использование для этих форм несколько отличной градации на внутривидовые таксономические единицы, представляющие собой стадии образования новых видов. Наряду с категорией микровида мы предлагаем использовать в отношении их дополнительно категории «раса», «форма видового ранга», «локальный микровид» и «полувид» (агамный вид) (см. рисунок, б). Часть из этих понятий, такие как форма видового ранга или полувид, довольно широко используются в зоологической литературе. Эти категории в приложении к апомиктичным формам являются, на наш взгляд, промежуточными по рангу между соответствующими таксономическими категориями половых видов. Так, раса занимает промежуточное положение между биотипом и популяцией, локальный микровид — между популяцией и экотипом, микровид — между экотипом и подвидом, полувид — между подвидом и видом.

Под расой у апомиктов мы предлагаем понимать совокупность морфологически неразличимых особей, отличающихся от других либо уровнем пloidности, либо независимостью актов гибридогенеза в случае гибридогенного возникновения. В пределах этой структуры, которую в отличие от биотипа нельзя назвать элементарной, в течение одного поколения может не происходить реальный обмен генами



в силу более слабой, чем у половых форм, выраженности панмиксии, либо обмен генами вообще может не иметь места. Поэтому эта таксономическая категория по положению выше биотипа. С другой стороны, она не дотягивает и до такой таксономической категории, как популяция, ибо в отличие от популяций различные расы могут занимать одну и ту же территорию, сливаясь или не сливаясь между собой в ряду большого числа поколений.

В соответствии с вышеприведенным определением апомиктичный микровид должен занимать положение между экотипом и подвидом. Под апомиктичным микровидом, на наш взгляд, следует понимать хорошо обособленные в экологическом отношении апомиктичные формы, представляющие собой популяцию (локальный микровид) или совокупность популяций, отличающуюся от других совокупностей популяций одним или несколькими морфологическими признаками. При факультативности апомиксиса и сохранении за счет этого, по крайней мере, частичной панмиксии, апомикты хоть и слабо, но обязательно интегрированы в популяции. Так как у апомиктов при этом даже соседние популяции зачастую незначительно, но отличаются морфологически друг от друга, может быть, их оправданнее называть не популяциями в чистом виде, а локальными микровидами.

Под полувидом понимают популяции, которые приобрели некоторые, но еще не все свойства вида; фактически это пограничные случаи между видами и подвидами (Майр, 1974). У апомиктов полувиды — это, на наш взгляд, географически обособленные апомиктичные формы, занимающие большой ареал распространения и хорошо отличающиеся от других полувидов комплексом морфологических признаков. Синонимичным понятию полувид логично использовать термин «агамный вид» (*agamospecies*), предложенный в свое время Turesson (1929) и широко используемый в современной ботанической литературе, правда, чаще всего только в качестве синонима понятия микровид.

В соответствии с вышеприведенными определениями мы предлагаем для апомиктичных форм принять следующую градацию (в порядке возрастания) внутривидовых таксонов, находящихся в стадии становления: раса—локальный микровид—микровид—полувид, или агамный вид.

Характерной особенностью апомиктов является то, что у них, с одной стороны, каждый клон и уж тем более популяция или микровид в силу низкого потока генов и возможности сохранить в ряду поколений сальтационную изменчивость (морфологическую обособленность разной степени) тяготеют стать формой видового ранга или выделить таковую внутри себя. А, с другой, за счет возможности преодоления барьера репродуктивной изоляции любого уровня при гибридогенезе между формами различной степени родства апомикты в состоянии дать начало форме видового ранга гибридогенного происхождения. Под формой видового ранга понимаются формы, которые по одним показателям уже являются видами, а по другим — еще не могут быть названы таковыми (Завадский, 1968), например, первые поколения основателей, когда обширного ареала и системы популяций еще нет, но репродуктивная изоляция уже налицо.

Зачастую в агамном комплексе полувиды связаны между собой промежуточными формами гибридогенного происхождения, так что границы между ними оказываются сильно размытыми вторичной гибридизацией. Для разрешения этой ситуации в свое время было предложено понятие «сингамеон»,² под которым понима-

² *Примечание редактора.* Здесь автор понимает «сингамеон» совершенно не так, как впервые это понятие понимал Я. Лотси (Lotsy, 1916), но и не так, как его трансформировал тот же Лотси в более поздних своих работах.

ют комплекс полувидов, связанных между собой гибридизацией (Grant, 1981). Синонимами сингамеона являются понятие «надвид» (Майр, 1974), а также используемые часто и в отношении апомиктичных групп растений понятия «compilosppecies» (Wet de, Harlan, 1970), «видовой комплекс», «сборный вид», или «видовой агрегат» (species aggregata) (Шляков, 1989).

В агамном комплексе в рамках одного «compilospecies» или секции, как правило, в большом количестве одновременно встречаются все вышеуказанные внутривидовые таксоны. Кроме того, зачастую имеется более или менее широкий набор промежуточных форм, представляющих собой межнадвидовые или межсекционные гибридогенные производные с неустойчивым морфотипом. Однако дифференциация на апомиктичные формы различного ранга внутри компиловида охватывает не только морфологический, но и экологический, а зачастую и географический уровни. В противоположность этому, как показывают наши наблюдения на примере *Pilosella*, *Chondrilla*, активно гибридизирующие между собой апомиктичные и половые формы относятся к разным компиловидам и секциям, но экологически не обособлены. Зачастую на больших пространствах они вообще не встречаются автономно друг от друга. Так что в агамном комплексе размытыми оказываются границы не только между микровидами, но и между компиловидами или секциями.

Из вышеизложенного следует, что даже при факультативном апомиксисе в силу неизбежно происходящего интенсивного формообразования, разрушающего видовую структуру, настоящие биологические виды не имеют места. Высшей формой видového ранга у них является полувид, или агамный вид. Условием трансформации апомиктичного полувида в биологический вид является возврат его к облигатно половому воспроизводству.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алтухов Ю. П., Клименко В. В. Положительная корреляция между уровнем индивидуальной гетерозиготности и способностью к полному термическому партеногенезу у тутового шелкопряда // Докл. АН СССР. 1978. Т. 239. № 2. С. 460—462.
- Астауров Б. Л. Экспериментальная полиплоидия и гипотеза непрямого (опосредованного партеногенезом) происхождения естественной полиплоидии у бисексуальных животных // Генетика. 1969. Т. 5. № 7. С. 129—148.
- Астауров Б. Л. Отбор по способности к термическому искусственному партеногенезу и получение улучшенных по этому признаку партеноклонов у шелковичного червя // Генетика. 1973. Т. 9. № 9. С. 92—106.
- Бараускине В. К. Генетическая изменчивость партеногенетических популяций животных // Acta hydrobiol. lituanica. 1983. Vol. 4. P. 3—17.
- Бараускине В. К., Лежачиус Э. К., Алтухов Ю. П. Экспериментальное исследование зависимости способа размножения дафний от уровня их индивидуальной гетерозиготности // Генетика. 1985. Т. 21. № 4. С. 591—597.
- Берг Р. Л. Генетика и эволюция: Избр. тр. Новосибирск, 1993. 284 с.
- Боркин Л. Я., Даревский И. С. Сетчатое (гибридогенное) видообразование у позвоночных // Журн. общ. биол. 1980. Т. 41. № 4. С. 484—506.
- Воронцов Н. Н. Развитие эволюционных идей в биологии. М., 1999. 640 с.
- Герхардт У. Биология размножения в мире животных. М.; Л., 1937. 143 с.
- Гильяров М. С. Экологическое значение партеногенеза // Усп. совр. биол. 1982. Т. 93. Вып. 1. С. 10—22.
- Грант В. Эволюционный процесс. М., 1991. 486 с.
- Гриценко В. В., Креслаский А. Г., Михеев А. В. и др. Концепция вида и симпатрическое видообразование. М., 1983. 192 с.
- Жиров Е. Г. Влияние числа хромосом на апомиксис у *Poa palustris* // Апомиксис и селекция. М., 1970. С. 149—155.
- Жиров Е. Г. О причинах апомиксиса у *Poa*. Эволюционные аспекты // Цитология и генетика культурных растений. Новосибирск, 1972. С. 343—350.

- Звадский Л. М. Вид и видообразование. Л., 1968. 404 с.
- Иванова Л. С. Партогенез у насекомых // Апомиксис у растений и животных. Новосибирск, 1978. С. 175—187.
- Камелин Р. В. Биологическое разнообразие и интродукция растений // Раст. ресурсы. 1997. Т. 33. Вып. 3. С. 1—10.
- Кашин А. С. Половое размножение, агамоспермия и видообразование у цветковых // Журн. общ. биол. 1998. Т. 59. № 2. С. 171—191.
- Кашин А. С. Структура агамокомплексов и проблема сальтационного видообразования у покрытосеменных // Бот. журн. 1999а. Т. 84. № 1. С. 15—29.
- Кашин А. С. Генетический контроль гаметофитного апомиксиса и проблема хромосомной нестабильности геномов у покрытосеменных // Генетика. 1999б. Т. 35. № 8. С. 1041—1053.
- Кашин А. С. Геномная изменчивость, гибридизация и возможность хромосомного видообразования при гаметофитном апомиксисе // Усп. совр. биол. 2000. Т. 120. № 5. С. 502—512.
- Кашин А. С., Демочко Ю. А., Мартынова В. С. Кариотипическая изменчивость в популяциях апомиктичных и половых видов агамных комплексов *Asteraceae* // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 9. С. 35—54.
- Кашин А. С., Залесная С. В., Титовец В. В., Киреев Е. А. Потенциал формообразования агамного комплекса *Pilosella*. 2. Естественные межвидовые гибриды // Бот. журн. 2000а. Т. 85. № 3. С. 1—13.
- Кашин А. С., Залесная С. В., Титовец В. В. Потенциал формообразования агамного комплекса *Pilosella*. 3. Геномная изменчивость в популяциях и потомстве отдельных растений // Бот. журн. 2000б. Т. 85. № 12. С. 13—28.
- Кашин А. С., Курпьянов П. Г. Апомиксис в эволюции цветковых растений. Саратов, 1993. 196 с.
- Кашин А. С., Чернышова М. П. Частота апомиксиса в популяциях некоторых видов *Taraxacum* и *Hieracium* // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 9. С. 14—24.
- Кашин А. С., Чернышова М. П., Сенников А. Н. и др. Потенциал формообразования агамного комплекса *Pilosella*. 1. Базовые виды // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 4. С. 25—38.
- Комаров В. Л. Учение о виде у растений. Л., 1940. 212 с.
- Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. М.; Л., 1940. 826 с.
- Майр Э. Систематика и происхождение видов. 1947. 504 с.
- Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М., 1974. 460 с.
- Мирошниченко Е. Я. Изучение апомиктов природной флоры // Растительные богатства Сибири. Новосибирск, 1971. С. 162—169.
- Мирошниченко Е. Я. Изменчивость при псевдогамном апомиксисе у мятлики // Отдаленная гибридизация и апомиксис. Новосибирск, 1982. С. 119—140.
- Петров Д. Ф. Апомиксис в природе и опыте. Новосибирск, 1988. 214 с.
- Рубцова З. М. Эволюционное значение апомиксиса. Л., 1989. 154 с.
- Северцев А. Н. Морфологические закономерности эволюции. М.; Л., 1939. 607 с.
- Словарь ботанических терминов. Киев, 1984. 308 с.
- Суходолец В. В. Возможная функция и происхождение кроссинговера // Генетика. 1998. Т. 34. № 4. С. 453—461.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М., 1977. 297 с.
- Тихомиров В. Н. Некоторые особенности систематики облигатных апомиктов на примере рода *Alchemilla* L. // Совещ. по объему вида и внутривидовой систематике. Л., 1967. С. 60—61.
- Хохлов С. С. Бесполосеменные растения // Учен. зап. Сарат. ун-та. 1946. Т. 16. Вып. 1. С. 3—74.
- Хохлов С. С. Перспективы эволюции высших растений // Учен. зап. Сарат. пед. ин-та. 1950. Т. 11. С. 3—197.
- Хохлов С. С., Зайцева М. И., Курпьянов П. Г. Выявление апомиктичных растений во флоре цветковых растений СССР. Саратов, 1978. 224 с.
- Цвелёв Н. Н. Систематика злаков (*Poaceae*) и их эволюция. Л., 1987. 76 с.
- Шляков Р. Н. Ястребиночка — *Pilosella* Hill. // Флора европейской части СССР. Т. 8. Л., 1989. С. 300—377.
- Юксип А. Я. Род *Hieracium* L. // Флора СССР. Т. 30. М.; Л., 1960. С. 9—698.
- Яблоков А. В., Юсуфов А. Г. Эволюционное учение. М., 1989. 335 с.
- Akerberg E. Cytogenetic studies in *Poa pratensis* and its hybrid with *Poa alpina* // Hereditas. 1941. Vol. 28. P. 1—126.
- Akhter S., Morita T., Yoshida Y. Clonal diversity in the agamosperous polyploids of *Taraxacum hon-doense* in Northern Honchu, Japan // J. Plant Res. 1993. Vol. 106. P. 167—179.
- Asker S. Apomixis and sexuality in the *Potentilla argentea* complex. I—III // Hereditas. 1970a. Bd 66. N. 1. S. 127—143; 1970b. Bd 66. N. 2. S. 189—204; 1971. Bd 67. N. 1. S. 111—142.

- Asker S. Pseudogamy, hybridization and evolution in *Potentilla* // *Hereditas*. 1977. Bd 87. H. 2. S. 179—184.
- Asker S. Progress in apomixis research // *Hereditas*. 1979. Bd 66. H. 2. S. 231—240.
- Asker S., Jerling L. Apomixis in plants. Boca Raton, 1992. 298 p.
- Babcock E. B., Stebbins G. L. The american species of *Crepis*. Their interrelationships and distribution affected by polyploidy and apomixis. Washington, 1938. Carnegie Inst. Publ. N 504. 199 p.
- Bara I. I., Pavel A., Surugiu C. I. Apomixis, species and evolution // *Apomixis Newsletter*. 1999. N 11. P. 4—5.
- Battaglia E. Ricerche carilogiche ed embriologiche sul genere *Rudbeckia* (*Asteraceae*). VI. Apomissia in *Rudbeckia speciosa* // *Nuova G. Bot. Ital. (NS)*. 1946. Vol. 53. P. 483—511.
- Battaglia E. L'alterazione della meiosi nella riproduzione apomittica di *Erigeron karwinianus* DC. var. *mucronatus* DC. // *Caryologia*. 1950. Vol. 2. P. 165—204.
- Bayer R. J. Evolution and phylogenetic relationships of the *Antennaria* (*Asteraceae: Inuleae*) polyploid agamic complexes // *Biol. Zentrabl.* 1987. Vol. 106. N 6. P. 683—698.
- Bayer R. J. Evolution of polyploid agamic complexes with examples from *Antennaria* (*Asteraceae*) // *Opera Bot.* 1996. Vol. 132. P. 53—65.
- Bengtsson B. O., Ceplitis A. The balance between sexual and asexual reproduction in plant living in variable environments // *J. Evol. Biol.* 2000. Vol. 13. P. 415—422.
- Berthaud J., Barre M., Savidan Y. The diversity of agamic species *Tripsacum* in Mexico // *Harnessing apomixis: a new frontier in plant science* / Abst. of 1st Intern. conf. September, 24—27, 1995. Texas, USA. 1995. P. 25.
- Bremer G. Problems in breeding and cytology of sugar cane. VI. Additional contemplations on fertilization and parthenogenesis in *Saccharum* // *Euphytica*. 1963. Vol. 12. P. 178—188.
- Brix K. The influence of the daylength on the relationship of sexual and asexual embryo sacs in *Eragrostis curvula* (Schrud.) Nees. // *Proc. 6th Congr. South African Genet. Soc. Pretoria*, 1977.
- Cambel C. S., Dickinson T. A. Apomixis, patterns of morphological variation, and species concepts in subfam. *Maloideae* (*Rosaceae*) // *Syst. Bot.* 1990. Vol. 15. N 1. P. 124—135.
- Carman J. G. Asynchronous expression of duplicate genes in angiosperms may cause apomixis, bispority, teraspority, and polyembryony // *Biol. J. Linn. Soc.* 1997. Vol. 61. P. 51—94.
- Carman J. G. The evolution of gametophytic apomixis // *Эмбриология цветковых растений*. СПб., 2000. Т. 3. С. 218—245.
- Clausen J. Partial apomixis as an equilibrium system in evolution // *Caryologia*. 1954. Vol. 6. N 1—3. P. 469—479.
- Clausen J., Keck D. D., Hiesey W. M. The concept of species based on experiment // *Am. J. Bot.* 1939. Vol. 26. P. 103—106.
- Clausen J., Keck D. D., Hiesey W. M. Experimental studies on the nature of species. II. Plant evolution through amphidiploidy and autopoloidy with example from the *Madiinae* // *Carnegie Inst. Wash. Publ.* 1946. Vol. 564. P. 1—174.
- Cole C. J. Newly attained polyploidy and/or clonal reproduction in animals: the brink of extinction or threshold to new frontiers // *Polyploidy, biological relevance*. New York, 1980. P. 539—541.
- Cox T., Ford H. The plastic growth responses of three agamospecies of dandelion to two levels of nutrients // *Ann. Bot.* 1959. P. 81—91.
- D'Amato F. Triploidia e apomissia in *Statice oleaefolia* Scop. var. *confusa* Goodr. // *Caryologia*. 1949. Vol. 2. P. 71—84.
- Darlington C. D. Recent advances in cytology. London, 1932. 559 p.
- Darlington C. D. Apomixis: the escape // *The evolution of genetic systems*. Cambridge, 1939. P. 108—113.
- Dewald C. L., Kindiger B. K. Cytological and molecular evaluation of the reproductive behavior of *Tripsacum andersonii* and a female fertile derivative (*Poaceae*) // *Am. J. Bot.* 1998. Vol. 85. N 9. P. 1237—1242.
- Dickinson H. G. The regulation of alternation of generation in flowering plants // *Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc.* 1994. Vol. 69. N 3. P. 419—442.
- Dopp W. Apomixis bei Archegoniaten // *Ruhland W. (Ed.) Handb. Pflanzenphysiol.* Bd XVIII. Berlin, Heidelberg, New York, 1967. S. 531—550.
- Dujardin M., Hanna W. W. Apomictic and sexual pearl millet $\times$ *Pennisetum squamulatum* hybrids // *J. Heredity*. 1983. Vol. 74. P. 277—279.
- Ellestrum S., Zagorcheva L. Sterility and apomictic embryo sac formation in *Raphanobrassica* // *Hereditas*. 1977. Vol. 87. P. 107.
- Ernst A. Bastardierung als Ursache der Apogamy in Pflanzenreich. Jena, 1918. 666 S.
- Fagerlind F. Sporogenesis, Embryosackentwicklung und pseudogame Samenbildung bei *Rudbeckia laciniata* L. // *Acta Horti Berg.* 1946. Bd 14. S. 39—90.

Fagerlind F. Macrogametophyte formation in two agamosperous *Erigeron species* // Acta Horti Berg. 1947. Bd 14. S. 221—247.

Farquharson L. I. Natural selection of tetraploids in a mixed colony of *Tripsacum dactyloides* // Proc. Ind. Acad. Sci. 1954. Vol. 63. P. 80—82.

Freter L. E., Brown W. V. A cytotoxic study of *Bouteloua curtipendula* and *B. unilora* // Bull. Torrey Bot. Club. 1955. Vol. 82. P. 121—130.

Frost H. B., Soost R. K. Seed reproduction development of gametes and embryos // The Citrus Industry. Berkeley, 1968. Vol. II. P. 290—324.

Gadella T. W. J. Biosystematic studies in *Hieracium pilosella* L. and some related species of the subgenus *Pilosella* // Bot. Notis. 1972. Bd 25. N 4. S. 361—369.

Gadella T. W. J. Some notes on the origin of polyploidy in *Hieracium pilosella* aggr. // Acta. Bot. Neerl. 1988. Vol. 37. N 4. P. 515—522.

Gadella W. J. Reproduction, variation and interspecific hybridization in three species of *Hieracium* section *Pilozellina* (Compositae) // Polish Bot. Stud. 1991. Vol. 2. P. 85—103.

Galinat W. C., Chaganti R. S. K., Hager F. D. *Tripsacum* as a possible amphidiploid of wild maize and manisutis // Bot. Mus. Leaflet. Harvard Univ. 1964. Vol. 20. P. 289—316.

Gould F. W., Kapadia Z. J. Biosystematic studies in the *Bouteloua curtipendula* complex. I. The aneuploid rhizomatous *B. curtipendula* of Texas // Am. J. Bot. 1962. Vol. 48. P. 887—892.

Gould F. W., Kapadia Z. J. Biosystematic studies in the *Bouteloua curtipendula* complex. II. Taxonomy // Brittonia. 1964. Vol. 16. P. 182—207.

Gounaris E. K., Sherwood R. T., Gounaris I., Hamilton R. N., Gustine D. L. Inorganic salts modify embryo sac development in sexual and aposporous *Cenchrus ciliaris* // Sex. Plant Reprod. 1991. Vol. 4. P. 188—192.

Grant V. Plant speciation. New York, 1981. 563 p.

Grossnicklaus U., Nogler G. A., van Dijk P. J. How to avoid sex: the genetic control of gametophytic apomixes // Plant Cell. 2001. Vol. 13. P. 1491—1498.

Gustafsson A. Apomixis in higher plants. Pt I—III // Lunds Univ. Arsskrift. 1946. Bd 42. S. 1—68; 1947. Bd 43. S. 69—370.

Hakansson A. Parthenogenesis in *Allium* // Bot. Not. 1951. P. 143—179.

Hakansson A., Levan A. Endo-duplicational meiosis in *Allium odorum* // Hereditas. 1957. Vol. 43. P. 179—200.

Horandl E., Dobes Ch., Lambrou M. Chromosomen- und Pollenuntersuchungen an österreichischen Arten des apomiktischen *Ranunculus auricomus*—Komplexes // Bot. Helv. 1997. Vol. 107. N 2. S. 195—209.

Harrison J. W. H., Peacock A. D. On parthenogenesis originating in lepidopterous crosses // Trans. Nat. Hist. Soc. Nothumberland. N. S. 1926. Vol. 6. P. 11—18.

Hussey M. A., Bashaw E. C., Hignight K. W., Dahmer M. L. Influence of photoperiod on the frequency of sexual embryo sacs in facultative apomictic buffelgrass // Euphytica. 1991. Vol. 54. P. 141—145.

Izmailov R. Problem of apomixis in the *Ranunculus auricomus* group // Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. 1976. Vol. 19. P. 15—28.

Kashin A. S. Discussing the role of determination of apomixis monogenic heredity // Apomixis Newsletter. 1992. N 6. P. 27—29.

Kellogg E. A. Variation and species limits in agamosperous grasses // Syst. Bot. 1990. Vol. 15. N 1. P. 112—123.

Kindiger B., Dewald C. L. The reproductive versatility of eastern gamagrass // Crop Sci. 1997. Vol. 37. P. 41—47.

Knox R. B. Apomixis: seasonal and population differences in a grass // Science. 1967. Vol. 157. P. 325—326.

Lokki J., Saura A. Polyploidy in insect evolution. New York, 1980. P. 277—312.

Löve A. Preparatory studies for breeding Icelandic *Poa irrigata* // Hereditas. 1952. Vol. 38. P. 11—32.

Maleska J. Problems of the mode of reproduction in microspecies of *Taraxacum* section *Palustria* Dalstedt. // Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. 1973. Vol. 16. P. 37—84.

Masci S. Facultative apomictic complex of *Ranunculus auricomus* // Harnessing apomixis: a new frontier in plant science / Abst. 1st Int. conf. September, 24—27, 1995. Texas, USA. Texas, 1995. P. 48.

Mazzucato A., Falcinelli M., Veronesi F. Evolution and adaptedness in a facultatively apomictic grass, *Poa pratensis* L. // Euphytica. 1996. Vol. 92. P. 13—19.

Maynard Smith J. The Evolution of sex. Cambridge, 1978.

McWilliam J. R., Shanker K., Knox R. B. Effect of temperature and photoperiod on growth and reproductive development in *Hyparrhenia hirta* // Aust. J. Agric. Res. 1978. Vol. 21. P. 557—569.

Menken S. B. J., Smit E., Nijls H. C. M. den. Genetical population structure in plants — gene flow in sexual and triploid asexual dandelions (*Taraxacum* section *Ruderalia*) // Evolution. 1995. Vol. 49. P. 1108—1118.

Morita T. Phytogeography and speciation of *Taraxacum* (Asteraceae) in East Asia // Korean. J. Plant Taxonomy. 1994. Vol. 24. N 3. P. 145—155.

Morita T., Sterk A. A., Nijls J. C. M. den. The significance of agamosperous triploid pollen donors in the sexual relationships between diploids and triploids in *Taraxacum* (Compositae) // Plant Species Biol. 1990. Vol. 5. P. 167—176.

Muntzing A. Heteroploidy and polymorphism in some apomictic species of *Potentilla* // Hereditas. 1958. Vol. 44. P. 280—329.

Nassar N. M. A. Development and selection for apomixis in cassia, *Manihot esculenta* Crantz // Can. J. Plant Sci. 1994. Vol. 74. N 4. P. 857—858.

Nijls J. C. M. den., Sterk A. A. Cytogeographical studies of *Taraxacum* section *Taraxacum* in France and adjacent parts of Italy and Switzerland, including some taxonomic remarks // Acta Bot. Neerl. 1984. Vol. 33. P. 1—24.

Nogler G. A. Gametophytic apomixis // Embryology of angiosperms. Berlin etc., 1984. P. 475—518.

Nygren A. The genesis of some Scandinavian species of *Calamagrostis* // Hereditas. 1946. Vol. 32. P. 131—262.

Nygren A. Form and biotype formation in *Calamagrostis purpurea* // Hereditas. 1951. Bd 37. H. 4. S. 519—532.

Nygren A. Artificial and natural hybridization in European *Calamagrostis* // Symb. Bot. Upsal. 1962. Vol. XVII. N 3. P. 5—105.

Nygren A. Investigation on north american *Calamagrostis*. I. // Nord. J. Bot. 1981. Vol. 1. N 1. P. 25—101.

Okabe S. Parthenogenesis bei *Ixeris dentata* // Bot. Mag. (Tokyo). 1932. Vol. 46. P. 518—523.

Pazy B. Diploidization failure and apomixis in *Orobanchaceae* // Bot. J. Linn. Soc. 1998. Vol. 128. N 1. P. 99—103.

Peel M. D., Carman J. G., Zhi Wu Liu, Wang R.-C. Meiotic anomalies in hybrids between wheat and apomictic *Elymus rectisetus* (Nees in Lehm.) A. Löve ex Connor // Crop. Sci. 1997. Vol. 37. P. 717—723.

Richards A. J. Eutriploid facultative agamospermy in *Taraxacum* // New Phytol. 1970. Vol. 69. P. 761—774.

Richards A. The origin of *Taraxacum* agamospecies // Bot. J. Linn. Soc. 1973. Vol. 66. P. 189—211.

Saran S., de Wet J. M. J. Environmental control of reproduction in *Dichanthium intermedium* // J. Cytol. Genet. 1976. Vol. 11. P. 22—28.

Savidan Y. H. Nature et heredité de l'apomixie chez *Panicum maximum* Jacq. // Travaux et documents d L'ORSTOM. 1982. T. 153. P. 3—159.

Schmelzer G. H., Renno J.-F. Genetic variation in the agamic species complex of *Pennisetum* section *Brevivalvula* (Poaceae) from West Africa: Ploidy levels and isozyme polymorphism // Euphytica. 1997. Vol. 96. N 1. P. 23—29.

Skalinska M. Cytological analysis of some *Hieracium* species, subgen. *Pilosella*, from mountains of southern Poland // Acta Biol. Cracov. 1967. Vol. 10. N 2. P. 127—141.

Skalinska M. Experimental and embryological studies in *Hieracium aurantiacum* L. // Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. 1971. Vol. 14. N 2. P. 139—152.

Skalinska M., Kubien E. Cytological and embryological studies in diversity in *Hieracium pratense* // Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. 1972. Vol. 15. N 1. P. 39—50.

Soltis D. E., Soltis P. S. Molecular data and the dynamic nature of polyploidy // Crit. Rev. Pl. Sci. 1993. Vol. 12. P. 242—273.

Stebbins G. L. Apomixis in the angiosperms // Bot. Rev. 1941. Vol. 7. P. 507—542.

Stebbins G. L. Variation and evolution in plants. New York, 1950. 643 p.

Stebbins G. L. Chromosomal evolution in higher plants. London, 1971. 216 p.

Suomolainen E. Parthenogenesis in animals // Ann. Gen. 1950. Vol. 3. P. 193—234.

Suomolainen E. Significance of parthenogenesis in the evolution in insects // Annu. Rev. Entomol. 1962. Vol. 7. P. 349—365.

Thomas P. T. Reproductive versatility in *Rabus*. II. The chromosomes and development // J. Gen. 1940. Vol. 40. P. 119—128.

Thomas B., Vince-Prue D. Photoperiodism in plants. New York, 1997. 428 p.

Turesson G. Studien über *Festuca ovina* L. 1. Normalgeschlechtliche, halb- und ganzvivipare Typen nordischer Herkunft // Hereditas. 1926. Bd 8. H. 1—2. S. 161—206.

Turesson G. Zur Natur und Regrenzung der Arteinheiten // Hereditas. 1929. Bd 12. H. 3. S. 323—334.

Turesson G., Turesson B. Experimental studies in *Hieracium pilosella* L. I. Reproduction, chromosome numbers and distribution // Hereditas. 1960. Bd 46. H. 3—4. S. 717—736.

Valentine D. H. Variation and polymorphism in *Viola* // Proc. Roy. Soc. 1956. Vol. B145. N 920. P. 315—319.

Wet de J. M. J., Harlan J. R. Apomixis, polyploidy and speciation in *Dichanthium* // Evolution. 1970. Vol. 24. N 2. P. 270—277.

White M. J. D. Heterozygosity and genetic polymorphism in parthenogenetic animals // Essays in evolution and genetics in Honor of Theodosius Dobzhansky / Ed. by M. K. Hecht, W. C. Steere. Amsterdam, 1970. 237 p.

Willemse M. T. M., Naumova T. Apomictic genes and seed plant reproduction // Apomixis Newsletter. 1992. N 5. P. 19—32.

SUMMARY

The problem of species and its structure under gametophytic apomixis (GA) is discussed. In this context, a possibility of transformation of an agamic species into a biological species is analyzed. An idea is substantiated that it occurs when chromosomal and genic balance of genomes is restored as precondition for return of unstable apomictic system of seed propagation to obligatory sexual reproduction. GA itself is a factor of genome stabilization, ensuring different pathways of seed reproduction in all possible coupled combinations: apo-, diplo-, and eusporic on the one hand, and apozygosis and zygosis on the other hand. Chromosomal and genic balance is gradually achieved due to participation of mechanisms of reparation, exchanges of either chromosome parts, or separate chromosomes, or complete chromosome sets. Even in species with genetic preconditions to GA, it expresses usually under chromosomal and genic unbalancing of their genomes. Such state frequently results from hybridogenesis, polyploidy or other saltatory changes of the genome structure. Evolution of agamic complexes of angiosperms is analysed from this point of view.

УДК 581.822; 581.84

© Л. Е. Муравник, А. Н. Иванова

**СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПЛАСТИД
ЖЕЛЕЗИСТЫХ ВОЛОСКОВ
ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *DROSERA* (*DROSERACEAE*)
В СВЯЗИ С СИНТЕЗОМ НАФТОХИНОНОВ**

L. E. MURAVNIK, A. N. IVANOVA. COMPARATIVE PLASTID CHARACTERISTICS
OF TENTACLES IN *DROSERA* (*DROSERACEAE*) PLANTS IN THE CONTEXT
OF NAPHTHOQUINONE SYNTHESIS

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: muravnik@kd1537.spb.edu
Поступила 30.10.2003

Проведено электронно-микроскопическое исследование пластид (лейкопластов) секреторных клеток железистых волосков листьев у 27 видов *Drosera*, относящихся к 3 под родам и 10 секциям. На основании сопоставления качественных и количественных признаков, в том числе абсолютных и относительных размеров пластид и их компонентов, установлены ультраструктурные различия между видами, принадлежащими к разным секциям рода. Высказано предположение об участии лейкопластов секреторных клеток в синтезе и транспорте хиноидных пигментов нафтохинонов. Выявлена корреляция между ультраструктурными признаками пластид и известным из литературы таксоноспецифическим составом нафтохинонов. Оказалось, что пластидам клеток волосков у представителей подрода *Drosera* свойственно разнообразие размеров, формы и степени развития внутренних мембран. Протяженность контакта гранулярного эндоплазматического ретикулума с оболочкой пластид секреторных клеток у этих растений варьирует в широких пределах. Растения подрода *Drosera* синтезируют преимущественно 7-метилглюгон либо не синтезируют нафтохиноны вообще. Виды подрода *Ergaleium* обычно имеют мелкие пластиды удлиненной формы и синтезируют только плумбагин.

Ключевые слова: *Drosera*, плотоядные растения, листовые железки, ультраструктура, пластиды, морфометрия, нафтохиноны, систематика.

Род *Drosera* является одним из крупнейших родов среди плотоядных растений, помимо *Utricularia*. По последним данным (Rivadavia et al., 2003), он включает около 150 видов, встречающихся в различных районах земного шара.

По первой внутривидовой классификации (De Candolle, 1824) в пределах рода насчитывалось 32 вида росянок, распределенных между 2 секциями (*Rorella* DC. и *Ergaleium* DC.). Секции различались по морфологии брактей и столбика. После открытия новых видов J. Planchon (1948) разделил род *Drosera* на 13 секций. Затем L. Diels (1906) в своей классической монографии описал систему, в которой 88 видов объединил в 12 секций и 3 подрода (*Rorella* DC., *Ptycnostigma* Planch. и *Ergaleium* DC.). Впоследствии L. De Bühr (1977) выделил из подрода *Ergaleium* секцию *Stolonifera* De Bühr. Опираясь на общую морфологию растений, особенности столбиков и прилистников (Marchant et al., 1982), система рода была подвергнута ревизии с выделением 13 секций, принадлежащих к 3 под родам (*Drosera*, *Rorella* и *Ergaleium*). В 1994 г. R. Seine и W. Barthlott разработали новую систему, в основу которой положили морфологические, анатомические, палинологические и цито-

таксономические данные. В это же время в литературе появилась сводка A. Culham и R. Gornall (1994), обсуждающая таксономическое значение вторичных метаболитов — нафтохинонов для систематики сем. *Droseraceae* в целом и рода *Drosera* в частности.

Возникает вопрос, существует ли связь между хемотаксономическими различиями и структурными особенностями растений. Обладая инсектицидными, фунгицидными и аллелопатическими свойствами (Thomson, 1987), нафтохиноны могут накапливаться в эпидермальных клетках и их производных, в том числе в железках. Присутствие этих веществ обнаруживается даже в секрете железок (Durand, Zenk, 1974). До сих пор в литературе практически отсутствуют данные о внутриклеточной локализации нафтохинонов и роли различных органелл в их синтезе. Этот вопрос обсуждался в наших публикациях (Муравник, Иванова, 2002, 2003) и касался представителей 4 родов сем. *Droseraceae*.

Нафтохиноны имеют общие начальные этапы биосинтеза с терпеноидами (Гудвин, Мерсер, 1986; Пасешниченко, 1995). Известно, что органеллами, которые имеют отношение к синтезу и модификации терпеноидов, считаются эндоплазматический ретикулум и пластиды (Васильев, 1977; Gleizes et al., 1983; Cheniclet, Carde, 1985; Гудвин, Мерсер, 1986). Стереологические исследования железистых образований целого ряда растений показали прямую корреляцию между парциальным объемом лейкопластов в секреторных клетках и составом монотерпенов в эфирном масле (Cheniclet, Carde, 1985). На этом основании мы поставили своей целью изучение ультраструктурных особенностей лейкопластов в секреторных клетках железистых волосков росянок, различающихся по составу нафтохинонов. Одной из задач настоящей работы стал поиск качественных и количественных признаков пластид, которые коррелировали бы с синтезом хиноидных пигментов.

Материал и методика исследования

Изучались железистые волоски листьев у 27 видов *Drosera*, принадлежащих к 3 под родам и 10 секциям. Большинство видов росянок было выращено из семян или почек в оранжереях Ботанического института РАН (С.-Петербург). Почти *Drosera adelaе* F. Muell., *D. lanata* Kondo, *D. neocaledonica* R. Hamet., *D. nitidula* Planch. ssp. *allantostigma*, *D. oreopodion* N. Marchant ex Lowrie, а также семена *D. peltata* Thunb. были получены от д-ра Lubomir Adamec (Требон, Чехия); семена *D. auriculata* Backh. ex Planch., *D. burmannii* Vahl, *D. dilatatopetiolaris* Kondo, *D. indica* L., *D. paleacea* DC., *D. macrophylla* Lindl., *D. menziesii* R. Br. ex DC. и *D. ramellosa* Lehm. были получены от Allen Lowrie (Данкрейг, Австралия); семена *D. burkeana* Planch. и *D. natalensis* Diels были получены из ботанического сада Тюбингена (Германия); семена *D. hamiltonii* C. R. P. Andrews, *D. hiliaris* Cham. ex Schlecht., *D. regia* Stephens — из ботанического сада Гёттингена (Германия); растения *D. aliciae* R. Hamet, *D. binata* Labill. и *D. capensis* L. были представлены д-ром Daniel Joel (Неве-Яар, Израиль); растения *D. capillaris* Poir., *D. cuneifolia* L. f. и *D. montana* St. Hil. — сотрудниками Центрального ботанического сада (Киев, Украина). *D. anglica* Huds. и *D. rotundifolia* L. собраны в Ленинградской обл.

Для электронной микроскопии материал фиксировали по стандартной методике смесью глутарового альдегида и параформальдегида с последующей фиксацией четырехокисью осмия. В качестве заливочной среды использовали смесь эпонa с аралдитом. Залитые в эпоксидную смолу блоки резали стеклянными ножами

на ультрамикротоме Ultracut (Reihert, Австрия) и изучали в электронном микроскопе Hitachi-600 (Hitachi, Япония).

Для получения ультраструктурных характеристик пластид препараты фотографировали при увеличении 25 000—30 000. Линейные размеры (высоту, ширину, периметр) и площади органелл и их компонентов (пластоглобул и тилакоидов) определяли с помощью компьютерной программы анализа изображений *ImageTool*.

Повторность измерений пластид у каждого вида растений составила 15—30. Средние арифметические значения, стандартные отклонения и ошибки среднего арифметического рассчитывали для 5 %-го уровня значимости.

Результаты

Пластиды секреторных клеток железистых волосков представляют собой лейкопласты. Органеллы чаще всего имеют овальную форму, у разных видов их размеры варьируют в широких пределах (табл. 1). У половины изученных растений присутствующие в однородной строме тилакоиды могут образовывать вакуолеподобные расширения. В железках 12 представителей рода на поперечных срезах лейкопластов отчетливо выявляется трубчатый комплекс. По периферии стромы располагается пластидный ретикулум либо цистерны одиночных тилакоидов. Пластоглобулы различаются по диаметру и частоте встречаемости у разных видов. В пластидах ряда изученных растений обнаруживаются истинные белковые кристаллы либо паракристаллические структуры, состоящие из групп тонких электронно-плотных тяжей, расположенных параллельно друг другу. Диаметр сечения одного тяжа такого паракристаллического образования составляет 0.01 μm . В отличие от кристаллов паракристаллические образования могут иметь округлые очертания. Со стороны цитоплазмы рядом с органеллами могут находиться элементы эндоплазматического ретикулума и митохондрии. Соприкосновение наружной мембраны оболочки пластиды с ретикулярной цистерной чаще всего ограничено минимальной площадью, однако у некоторых видов росянок площадь контактирующих поверхностей достаточно велика. На поперечном срезе секреторных клеток формирование ретикулярных обкладок пластид отмечается не у всех органелл одновременно, а лишь у незначительной части лейкопластов.

Подрод *Drosera* L.

У 2 исследованных видов секции *Arachnopus* Planch. пластиды имеют небольшую площадь поперечного среза (табл. 1). Параллельно оболочке лейкопластов располагаются либо периферический пластидный ретикулум, либо собранные в группе цистерны тилакоидов (табл. 2). В строме можно обнаружить трубчатый комплекс. Цитоплазматический ретикулум только изредка контактирует с наружной мембраной пластиды.

В пластидах *D. indica* тилакоиды встречаются редко, для них более характерен пластидный ретикулум. В довольно плотной строме высока концентрация пластоглобул, их диаметр (0.09 μm) выше, чем у большинства исследованных видов *Drosera*. У *D. adelae* тилакоиды могут образовывать группы из 2—3 элементов, полость тилакоидов, расположенных в центральной части стромы, расширяется (табл. I, а), пластоглобулы (диаметром 0.07 μm) относительно редки. В строме присутствуют паракристаллические образования.

ТАБЛИЦА 1

Абсолютные и относительные размеры пластид и их компонентов
в секреторных клетках железистых волосков у растений видов *Drosera* (по системе Seine, Barthlott, 1994)

Подрод	Секция	Вид	Длина, μm	Ширина, μm	Отношение длины к ширине	Площадь среза, μm^2	Периметр среза, μm	Диаметр пластоглобул, μm	Парциаль- ный объем пластоглобул, %	Парциаль- ный объем полости тала- конов, %
<i>Drosera</i>	<i>Arachnopus</i>	<i>D. indica</i>	1.41 ± 0.16	0.64 ± 0.03	2.29 ± 0.31	0.74 ± 0.12	3.83 ± 0.39	0.09 ± 0.003	4.50 ± 1.10	—
		<i>D. adeltae</i>	1.55 ± 0.15	0.66 ± 0.06	2.67 ± 0.41	0.83 ± 0.09	4.12 ± 0.33	0.07 ± 0.005	1.54 ± 0.79	3.68 ± 0.91
	<i>Drosera</i>	<i>D. aliciae</i>	1.20 ± 0.21	0.50 ± 0.07	2.95 ± 0.92	0.70 ± 0.13	4.02 ± 0.51	0.07 ± 0.004	3.43 ± 1.06	3.72 ± 0.46
		<i>D. anglica</i>	1.98 ± 0.18	1.02 ± 0.08	2.08 ± 0.33	1.77 ± 0.21	5.63 ± 0.42	0.14 ± 0.008	6.20 ± 2.06	—
		<i>D. burkeana</i>	1.79 ± 0.17	0.69 ± 0.05	3.05 ± 0.51	1.05 ± 0.10	4.81 ± 0.37	0.04 ± 0.006	0.99 ± 0.46	—
		<i>D. capensis</i>	1.31 ± 0.13	0.56 ± 0.07	2.78 ± 0.48	0.63 ± 0.11	3.47 ± 0.33	0.07 ± 0.007	1.65 ± 0.73	—
		<i>D. capillaris</i>	1.57 ± 0.13	0.70 ± 0.04	2.41 ± 0.28	0.94 ± 0.10	4.38 ± 0.32	0.09 ± 0.005	1.52 ± 0.36	—
		<i>D. cuneifolia</i>	1.44 ± 0.12	0.72 ± 0.05	2.07 ± 0.20	0.95 ± 0.13	4.01 ± 0.36	0.07 ± 0.007	1.56 ± 0.37	—
		<i>D. hilaris</i>	1.93 ± 0.17	0.79 ± 0.05	2.74 ± 0.36	1.31 ± 0.12	5.28 ± 0.39	0.08 ± 0.011	3.37 ± 0.87	6.14 ± 1.24
		<i>D. montana</i>	1.68 ± 0.24	0.90 ± 0.12	1.88 ± 0.24	1.18 ± 0.26	4.42 ± 0.60	0.06 ± 0.005	1.17 ± 0.04	—
		<i>D. natalensis</i>	1.79 ± 0.34	0.59 ± 0.10	3.96 ± 1.06	0.98 ± 0.18	4.85 ± 0.76	0.11 ± 0.011	2.41 ± 0.70	0.79 ± 0.00
		<i>D. rotundifolia</i>	1.20 ± 0.05	0.57 ± 0.03	2.32 ± 0.17	0.58 ± 0.04	3.30 ± 0.12	0.08 ± 0.013	5.22 ± 1.03	8.99 ± 5.58
		<i>D. dilatatopetiolaris</i>	1.62 ± 0.13	0.69 ± 0.05	3.00 ± 0.55	0.92 ± 0.07	4.36 ± 0.27	0.06 ± 0.004	1.12 ± 0.16	10.68 ± 3.66
		<i>D. lanata</i>	0.71 ± 0.04	0.51 ± 0.03	1.41 ± 0.08	0.28 ± 0.03	2.12 ± 0.10	—	—	4.23 ± 0.81
		<i>D. neocaledonica</i>	1.21 ± 0.09	0.67 ± 0.04	1.85 ± 0.14	0.70 ± 0.07	3.42 ± 0.20	0.07 ± 0.005	1.45 ± 0.31	—
		<i>D. burmannii</i>	1.51 ± 0.14	0.79 ± 0.13	2.40 ± 0.43	1.01 ± 0.16	4.25 ± 0.34	0.08 ± 0.004	2.53 ± 0.80	—
<i>Ergaleium</i>	<i>Thelocalyx</i>	<i>D. binata</i>	1.65 ± 0.11	0.78 ± 0.06	2.30 ± 0.21	1.10 ± 0.11	4.59 ± 0.30	0.08 ± 0.003	2.34 ± 0.49	—
		<i>D. nitidula</i>	1.10 ± 0.08	0.65 ± 0.05	1.80 ± 0.15	0.63 ± 0.07	3.27 ± 0.21	0.06 ± 0.004	4.25 ± 1.58	8.90 ± 4.46
	<i>Phycopsis</i>	<i>D. oreopodion</i>	2.76 ± 1.23	0.57 ± 0.22	6.65 ± 4.17	1.44 ± 0.38	6.76 ± 2.53	0.05 ± 0.004	0.51 ± 0.34	—
		<i>D. paleacea</i>	1.44 ± 0.21	0.67 ± 0.03	2.18 ± 0.34	0.79 ± 0.12	3.88 ± 0.44	0.06 ± 0.003	1.50 ± 0.31	4.50 ± 0.00
	<i>Lamprolepis</i>	<i>D. hamiltonii</i>	1.26 ± 0.13	0.65 ± 0.07	2.03 ± 0.15	0.78 ± 0.13	3.59 ± 0.33	0.05 ± 0.007	1.02 ± 0.26	—
		<i>D. auriculata</i>	1.41 ± 0.14	0.53 ± 0.07	2.99 ± 0.45	0.72 ± 0.14	3.83 ± 0.41	0.06 ± 0.003	1.67 ± 0.35	1.19 ± 0.00
	<i>Stelogyne</i>	<i>D. menziesii</i>	1.66 ± 0.15	0.66 ± 0.06	2.75 ± 0.38	0.98 ± 0.11	4.57 ± 0.38	0.08 ± 0.003	2.80 ± 1.18	—
		<i>D. peltata</i>	1.49 ± 0.18	0.38 ± 0.06	4.75 ± 0.84	0.52 ± 0.07	3.95 ± 0.39	0.05 ± 0.003	1.45 ± 0.30	1.84 ± 0.00
	<i>Erythrorhiza</i>	<i>D. macrophylla</i>	1.32 ± 0.06	0.55 ± 0.06	3.47 ± 0.50	0.66 ± 0.06	3.74 ± 0.17	0.06 ± 0.003	1.54 ± 0.32	1.77 ± 0.55
		<i>D. ramellosa</i>	1.40 ± 0.04	0.74 ± 0.14	2.12 ± 0.57	0.90 ± 0.18	4.03 ± 0.18	0.07 ± 0.004	3.93 ± 0.42	—
<i>Regiae</i>		<i>D. regia</i>	2.08 ± 0.24	0.72 ± 0.08	3.43 ± 0.58	1.24 ± 0.18	5.40 ± 0.54	0.10 ± 0.007	1.89 ± 0.30	—

ТАБЛИЦА 2

Характеристика пластид в секреторных клетках железистых волосков у растений видов *Drosera*

Подрод	Секция	Вид	Плотность стромы	Тилакоиды	Периферический ретикулум	Трубчатый комплекс	Частота пластоглобул	Контакты с ретикулумом	Состав нифтохинонов
<i>Drosera</i>	<i>Arachnopus</i>	<i>D. indica</i>	Высокая	Редкие	Есть	Есть, мелкий	Высокая	Точечные	7-M ⁴ + P ² 7-M ⁴
		<i>D. adelae</i>	Средняя	В группах по 2—3 шт.	Отсутствует	Есть, крупный	Низкая	»	
	<i>Drosera</i>	<i>D. aliciae</i>	»	Редкие	»	Отсутствует	Высокая	»	7-M ^{2,3} 7-M ¹ + P ¹
		<i>D. anglica</i>	»	В группах по 2—3 шт.	»	Есть, крупный	»	Протяженные	
		<i>D. burkeana</i>	»	Редкие		Отсутствует	Низкая	Точечные и протяженные	7-M ^{2,3}
<i>Lasiocephala</i>		<i>D. capensis</i>	Высокая	»	»	Есть, мелкий	»	Точечные	7-M ^{2,3} + P ² P ³
		<i>D. capillaris</i>	Средняя	Одиночные, в группах по 2—3 шт.	»	Есть	»	Протяженные	
		<i>D. cuneifolia</i>	»	То же	»	»	»	Точечные и протяженные	7-M ^{2,3}
		<i>D. hilaris</i>	»	Редкие	»	Есть, крупный	Средняя	То же	7-M ⁴ *
		<i>D. montana</i>	»	»	»	Есть	Низкая	Точечные	
		<i>D. natalensis</i>	»	»	Есть	Отсутствует	Средняя	»	0 ⁴ 7-M ^{4,5} + P ³
		<i>D. rotundifolia</i>	»	»	»	Есть, крупный	Высокая	Точечные и протяженные	
		<i>D. dilatatopetiolaris</i>	»	»	»	Отсутствует	Низкая	То же	*
		<i>D. lanata</i>	»	»	Отсутствует	»	Отсутствуют	Отсутствуют	*
		<i>D. neocaledonica</i>	Высокая	»	Есть	»	Низкая	»	*
<i>Thelocalyx</i> <i>Phycopsis</i>		<i>D. burmannii</i>	Средняя	»	»	»	Средняя	Точечные	7-M ⁴ P ^{2,3}
		<i>D. hinata</i>	Светлая	»	Отсутствует	Есть	»	Точечные или отсутствуют	
	<i>Lamprolepis</i>	<i>D. nitidula</i>	Высокая	»	Есть	»	Высокая	Отсутствуют	0 ⁴
		<i>D. oreopodion</i>	Средняя	»	Отсутствует	Отсутствует	Низкая	»	*
		<i>D. paleacea</i>	Высокая	В группах по 2—3 шт.	Есть	Есть	»	Точечные	0 ⁴

ТАБЛИЦА 2 (продолжение)

Подрод	Секция	Вид	Плотность стромы	Тилакоиды	Периферический ретикулум	Трубчатый комплекс	Частота пластоглобул	Контакты с ретикулумом	Состав нафтохинонов
<i>Drosera</i>	<i>Stelogyne</i>	<i>D. hamiltonii</i>	Средняя, светлая в центре	Редкие	Отсутствует	Отсутствует	Низкая	Точечные	7-M ²
<i>Ergaleium</i>	<i>Ergaleium</i>	<i>D. auriculata</i>	Средняя	»	»	»	»	Отсутствуют	7-M ⁴ + P ^{2,3}
		<i>D. menziesii</i>	»	»	Есть	»	Средняя	Точечные и протяженные	0 ⁴
		<i>D. peltata</i>	Высокая	Одиночные, в группах по 2—3 шт.	Отсутствует	»	Низкая	Отсутствуют	P ^{3,4}
<i>Regiae</i>	<i>Erythrorhiza</i> <i>Stolonifera</i>	<i>D. macrophylla</i>	Средняя	Одиночные, в группах по 3—4 шт.	Есть	Есть	»	Точечные и протяженные	P ⁴
		<i>D. ramellosa</i>	»	Редкие	Отсутствует	Отсутствует	Высокая	Отсутствуют	*
		<i>D. regia</i>	»	»	»	»	Низкая	Точечные	7-M ⁴ + P ⁴

Примечание. 1 — Bendz, Lindberg, 1968; 2 — Zenk et al., 1969; 3 — Durand, Zenk, 1974; 4 — Culham, Gornall, 1994; 5 — Budzianowski, 1995; * — содержание нафтохинонов не определялось.

В секции *Drosera* L. пластиды характеризуются разнообразием размеров (табл. 1). Все они имеют более или менее удлиненную форму, у 3 из 10 изученных видов высота органелл в 3 раза превышает их ширину. Отмечается прямая корреляция между длиной, площадью и периметром поперечного среза лейкопластов. Степень развития внутренней мембранной системы пластид у всех видов умеренная (табл. 2): тилакоиды одиночные или собраны в группы по 2—3 шт., у небольшого числа видов они образуют вакуолеподобные расширения, часто обнаруживается трубчатый комплекс. Периферический пластидный ретикулум практически отсутствует. В стромах находятся пластоглобулы, диаметр и парциальный объем которых варьирует в зависимости от вида растений (табл. 1). Вокруг лейкопластов формируются ретикулярные футляры, часто они оказываются довольно протяженными (табл. I, б, в; II, стрелки).

Самые крупные пластиды (табл. 1) встречаются у *D. anglica* (табл. II), *D. hilaris*, *D. natalensis* и *D. montana*. Наименьшая площадь среза лейкопластов — у *D. aliciae* и *D. rotundifolia*. У *D. hilaris* и *D. rotundifolia* обнаружен наиболее высокий для представителей секции парциальный объем полости тилакоидов (6—9 %). В некоторых лейкопластах у *D. natalensis* и *D. rotundifolia* (табл. I, б) встречается периферический пластидный ретикулум. Высокая концентрация пластоглобул отмечена в пластидах *D. anglica* и *D. rotundifolia* (табл. 1), при этом у *D. anglica* пластоглобулы имеют и самый большой диаметр (0.14 мкм)

среди изученных видов растений. В лейкопластах *D. anglica* присутствуют крупные белковые кристаллы (табл. II). Паракристаллические структуры формируются в пластидах у *D. anglica* (табл. II), *D. natalensis* и *D. capillaris*. Наиболее протяженные контакты цистерн гранулярного эндоплазматического ретикулума с наружной мембраной лейкопластов были обнаружены у видов *D. anglica* (табл. II), *D. burkeana*, *D. capillaris* (табл. I, в), *D. cuneifolia*, *D. hilaris* и особенно у *D. rotundifolia* (табл. I, б), где они охватывали почти всю поверхность пластида.

В секции *Lasiocephala* Planch. пластиды 3 исследованных видов характеризуются средними или мелкими размерами (табл. 1). В их строении редко встречаются тилакоиды, периферический ретикулум и пластоглобулы, отсутствует трубчатый комплекс (табл. 2). Временами появляются паракристаллические включения. Элементы эндоплазматического ретикулума почти не контактируют с оболочкой пластида.

Пластиды *D. lanata* являются самыми мелкими среди всех изученных видов росянок (табл. 2), внутренние мембраны и пластоглобулы в них отсутствуют. Для *D. dilatatopetiolaris* характерны вакуолеподобные расширения тилакоидов (рис. 1, а), парциальный объем которых оказывается максимальным и составляет более 10 % площади поперечного среза. В строении пластид *D. neocaledonica* (рис. 1, б) обнаруживаются паракристаллические структуры. Контакты эндоплазматического ретикулума с оболочкой пластида происходят только у *D. dilatatopetiolaris* (рис. 1, а, стрелка).

В секции *Thelocalyx* Planch. пластиды исследованной *D. burmannii* имеют средний размер (табл. 1). Тилакоиды встречаются редко (табл. 2) и не образуют вакуолеподобных расширений. Отсутствует трубчатый комплекс, редко обнаруживается периферический ретикулум. Частота встречаемости пластоглобул умеренная. Эндоплазматический ретикулум формирует точечные контакты с оболочкой лейкопластов.

У *D. binata* из секции *Phycopsis* Planch. пластиды крупные (табл. 1). В их светлом строении редко встречаются тилакоиды, доля пластоглобул невелика (табл. 1). В некоторых лейкопластах находится мелкий трубчатый комплекс (рис. 1, в). Эндоплазматический ретикулум лишь изредка контактирует с пластидной оболочкой.

В секции *Lamprolepis* Planch. у 3 исследованных видов пластиды среднего и крупного размера (табл. 1) и удлиненной формы. В их строении встречаются одиночные тилакоиды, которые могут расширяться, образуя крупные вакуолеподобные полости. У 2 видов из 3 обнаружены трубчатый комплекс и периферический пластидный ретикулум. Пластоглобулы мелкие. Отсутствуют контакты цистерн эндоплазматического ретикулума с наружной мембраной лейкопластов.

У *D. nitidula* (рис. 2, а) и *D. paleacea* длина органелл в среднем в 2 раза больше ширины, у *D. oreopodion* пластиды наиболее длинные из всех изученных видов, они имеют самый большой периметр поперечного среза, а соотношение между диаметрами составляет 5 : 1 (табл. 2). У *D. nitidula* периферические тилакоиды представляют собой сферы, вложенные одна в другую (рис. 2, а), а у *D. paleacea* тилакоиды, расположенные в центре, образуют группы из 2—3 элементов. У *D. niti-*

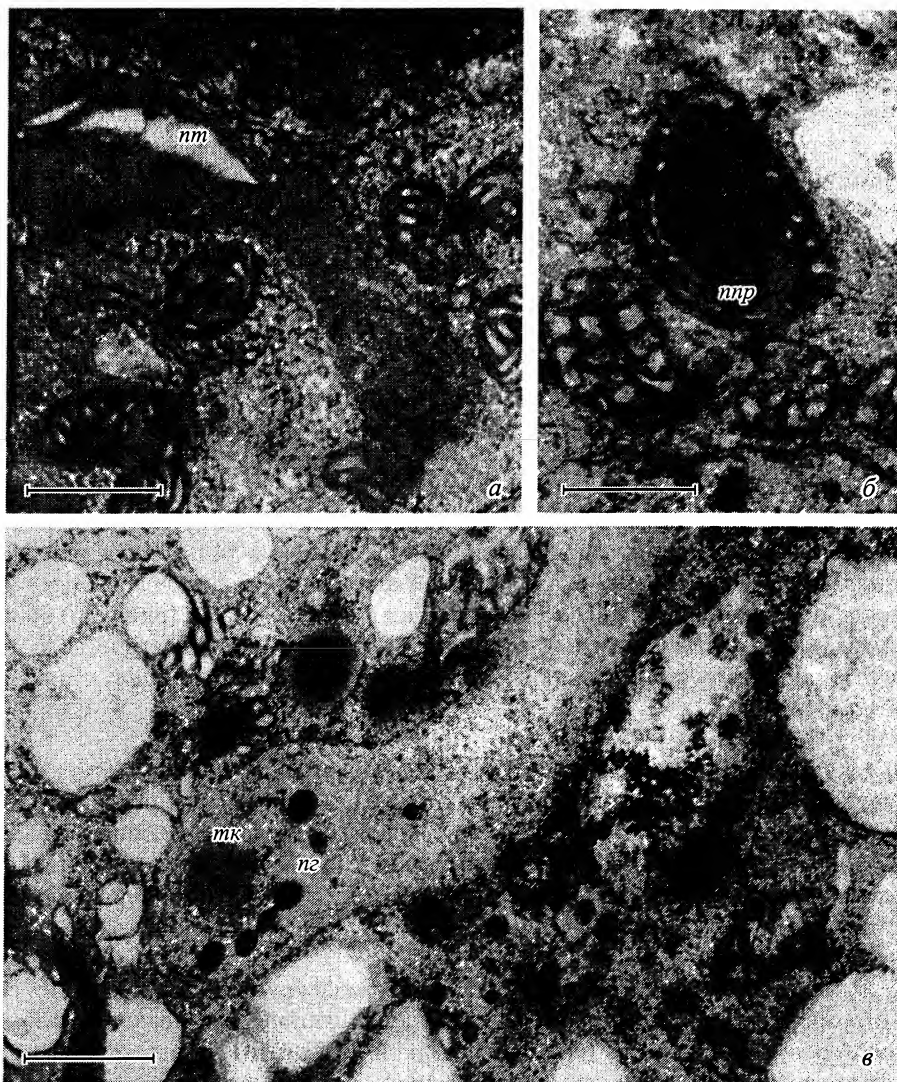


Рис. 1. Лейкопласты в секреторных клетках железистых волосков *Drosera dilatatopetiolaris* (а), *D. neocaledonica* (б) и *D. binata* (в).

Стрелкой обозначен контакт цистерн эндоплазматического ретикулума с оболочкой лейкопласта. Обозначения те же, что и в табл. 1. Масштабная линейка — 0.5 μ m.

dula и *D. paleacea* встречаются трубчатый комплекс, периферический ретикулум и паракристаллические образования, частичный объем пластоглобул характеризуется большими значениями, чем у *D. oreopodion*.

В секции *Stelogyne* Diels пластиды исследованного вида *D. hamiltonii* имеют небольшую площадь поперечного среза (табл. 1). В строме редко встречаются тилакоиды, отсутствуют трубчатый комплекс и периферический пластидный ретикулум (табл. 2). Доля пластоглобул невелика, она не превышает 1 % от объема пластид. Эндоплазматический ретикулум почти не контактирует с оболочкой лейкопластов.

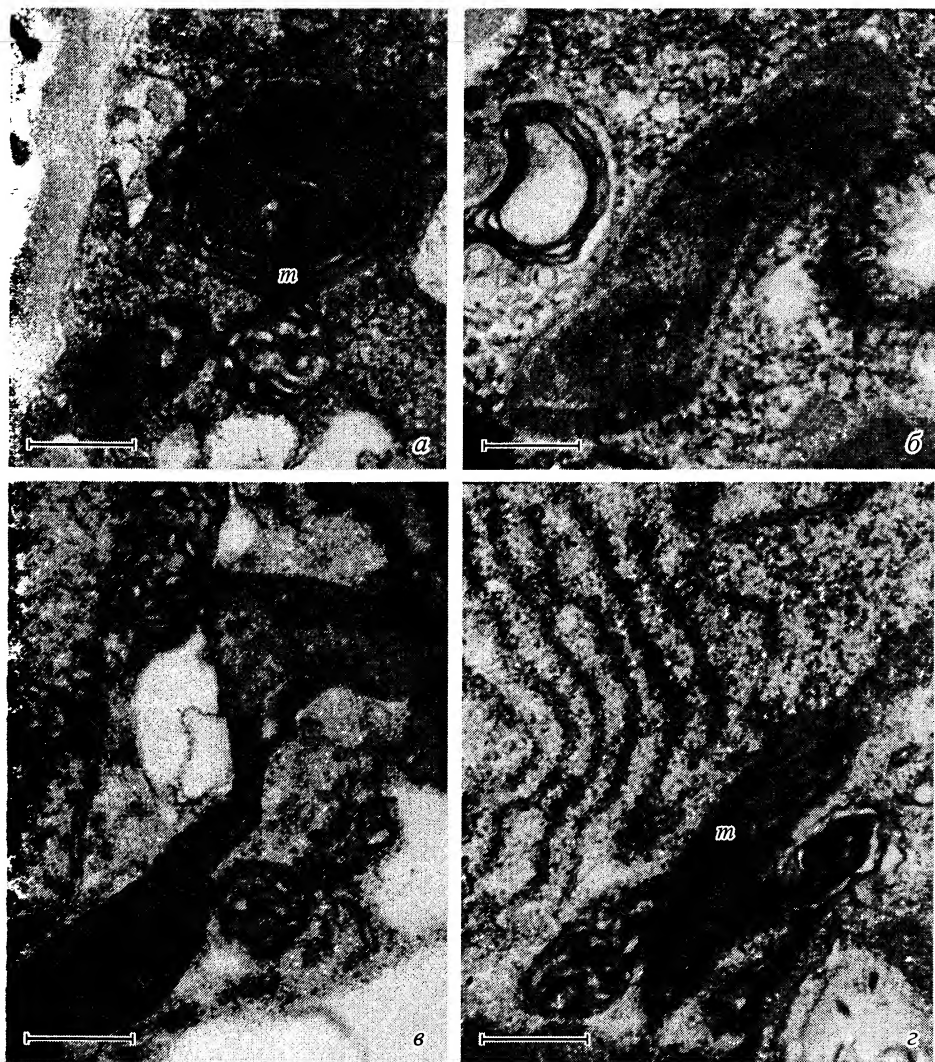


Рис. 2. Лейкопласты в секреторных клетках железистых волосков *Drosera nitidula* (а), *D. menziesii* (б), *D. auriculata* (в) и *D. peltata* (г).

m — тилакоид. Масштабная линейка — 0.5 μ м.

Подрод *Ergaleium* DC.

В секции *Ergaleium* DC. у 3 изученных видов пластиды имеют небольшую площадь поперечного среза (табл. 1). Они характеризуются плотной стромой, в которой редко встречаются тилакоиды (табл. 2) и отсутствует трубчатый комплекс. Пластоглобулы мелкие, выявляются с низкой частотой, не обнаружены паракристаллические включения, не наблюдаются контакты цитоплазматических ретикулярных цистерн с оболочкой лейкопластов.

Пластиды *D. menziesii* имеют в 1.5—2 раза бóльшую площадь поперечного среза (табл. 1, рис. 2, б), чем пластиды *D. auriculata* (рис. 2, в) и *D. peltata* (рис. 2, г). Упорядоченное расположение тилакоидов характерно для лейкопластов *D. peltata*.

Пластоглобулы *D. auriculata* и *D. peltata* выявляются с низкой частотой, у *D. menziesii* этот показатель выше. У *D. menziesii* изредка выявляется периферический пластидный ретикулум, а также контакты эндоплазматического ретикулума с оболочкой лейкопластов.

У принадлежащего к секции *Erythrorhiza* Planch. вида *D. macrophylla* площадь поперечного среза пластид довольно небольшая (табл. 1). В плотной строме встречаются периферический ретикулум, трубчатый комплекс и группы из 3—4 тилакоидов (табл. 2), просвет которых может быть слегка увеличен. Пластоглобулы мелкие, встречаются редко. Эндоплазматический ретикулум контактирует с наружной мембраной пластид.

Секция *Stolonifera* De Buhr представлена в настоящей работе видом *D. ramellosa*. Пластиды характеризуются округлой формой и средними размерами (табл. 1). В плотной строме плохо выявляются тилакоиды, довольно высока доля пластоглобул (табл. 2), но они отличаются небольшими размерами. Контакты ретикулярных цистерн с наружной оболочкой отсутствуют.

Подрод *Regiae* Seine et Barthlott

Пластиды *D. regia* очень крупные (табл. 1), имеют продолговатую форму. В их строме тилакоиды обнаруживаются редко, трубчатый комплекс практически не выявляется, отсутствует периферический ретикулум, невелика доля пластоглобул, хотя их диаметр больше средних значений у большинства изученных видов (табл. 2). Рядом с пластидной оболочкой только изредка обнаруживаются элементы эндоплазматического ретикулума.

Обсуждение

Нафтохиноны, синтезируемые растениями из сем *Droseraceae*, относятся к фенольным соединениям. Из всего многообразия нафтохинонов чаще всего встречаются 7-метилюглон и плюмбагин. Различия между видами по содержанию этих веществ легли в основу внутриродовой классификации *Drosera* (Culham, Gornall, 1994). Авторы обнаружили, что все виды *Drosera* можно объединить в 3 группы. К первой относятся виды, обычно содержащие 7-метилюглон, часто в сочетании с плюмбагином. Вторая группа включает растения, синтезирующие в качестве основного нафтохинона плюмбагин, при этом 7-метилюглон обнаруживается редко. Третья группа объединяет виды, в которых растения вообще лишены нафтохинонов.

До сих пор лишь в единичных работах обсуждались локализация нафтохинонов в растительных тканях и роль отдельных органелл в биосинтезе этих вторичных метаболитов (Муравник, Иванова, 2002, 2003). В настоящем исследовании предполагалось выяснить, существует ли связь между структурными особенностями пластид секреторных клеток железистых волосков, характерных для растений из разных секций рода *Drosera*, и химическим составом синтезируемых нафтохинонов.

В структурной организации и регуляции биосинтеза фенольных соединений имеется немало общего с тем, что известно для терпеноидогенных образований (Пасешниченко, 1995), например, универсальным предшественником всех тер-

пеноидов, флавоноидов, некоторых нафтохинонов и антрахинонов является ацетил-КоА. Многие ферменты общих стадий биосинтеза фенольных соединений и терпеноидов функционируют в пластидах (Запрометов, 1993). В литературе имеются многочисленные данные о причастности к синтезу и модификации терпеноидов пластид и эндоплазматического ретикулума (Васильев, 1977; Bosabalidis, Tselios, 1982a; Gleizes et al., 1983; Cheniclet, Carde, 1985; Ascensão et al., 1997; Колалите, 2001). Как показывают современные биохимические исследования (McCaskill, Crockett, 1995), начальные этапы биосинтеза всех терпеноидов приурочены скорее к лейкопластам, чем к ретикулуму. На этом основании мы проводили сопоставление ультраструктуры лейкопластов из клеток железистых волосков, предположительно связанных с выработкой нафтохинонов, с пластидами железок, смоляных ходов и вместилищ, синтезирующих эфирные масла, смолы или другие терпены.

Проведенное исследование выявило видоспецифические особенности пластид секреторных клеток щупалец у изученных представителей рода *Drosera*. Они касаются формы и размера органелл, степени развития их внутренней мембранной системы, частоты встречаемости пластоглобул, характера взаимодействия цистерн эндоплазматического ретикулума с пластидной оболочкой.

Мелкие лейкопласты были обнаружены у *D. indica* и *D. adelae* из секции *Arachnopus*; *D. aliciae*, *D. capensis* и *D. rotundifolia* из секции *Drosera*; *D. lanata* и *D. neocaledonica* из секции *Lasiocephala*; *D. auriculata* и *D. peltata* из секции *Ergaleium*; *D. macrophylla* из секции *Erythrorhiza*; *D. nitidula* и *D. paleacea* из секции *Lamprolepis*; *D. hamiltonii* из секции *Stelogyne*. Очевидно, что мелкие пластиды характерны в основном для некоторых видов из подрода *Drosera*, а также подрода *Ergaleium*, причем у видов 2-го подрода синтезируется преимущественно плюмбагин.

Наиболее крупные лейкопласты встречаются у видов *D. anglica*, *D. burkeana*, *D. hilaris*, *D. montana*, *D. natalensis* из секции *Drosera*, *D. dilatatopetiolaris* из секции *Lasiocephala*, *D. binata* из секции *Phycopsis*, *D. menziesii* из секции *Ergaleium*, *D. oreopodion* из секции *Lamprolepis*, *D. regia* из подрода *Regiae*. У большинства видов секции *Drosera* и у *D. regia* из подрода *Regiae* происходит синтез 7-метилглюкоза (Culham, Gornall, 1994).

У лейкопластов *D. aliciae* и *D. burkeana* из секции *Drosera*, *D. dilatatopetiolaris* из секции *Lasiocephala*, *D. auriculata* и *D. peltata* из секции *Ergaleium*, *D. macrophylla* из секции *Erythrorhiza*, *D. oreopodion* из секции *Lamprolepis* и *D. regia* из подрода *Regiae* отношение между осями пластид максимальное среди изученных видов, что свидетельствует об удлинённой форме органелл. С этой характеристикой коррелирует периметр поперечного среза лейкопластов, оба показателя у перечисленных видов подтверждают большее развитие поверхности наружной мембраны оболочки пластид, способствующей обмену метаболитами с соседними органеллами или цитозолем. Все растения (для *D. dilatatopetiolaris* и *D. oreopodion* данные отсутствуют) синтезируют нафтохиноны.

Внутренняя мембранная система лейкопластов в железистых волосках большинства видов *Drosera* развита слабо и представлена только одиночными тилакоидами, лишь у видов из секций *Drosera*, *Ergaleium* и *Lamprolepis* (*D. adelae*, *D. anglica*, *D. capillaris*, *D. cuneifolia*, *D. peltata*, *D. macrophylla*, *D. paleacea*) тилакоиды образуют группы из 2—3 элементов. В то же время в периферической части строма почти всегда присутствуют либо одиночный тилакоид, либо трубочки периферического пластидного ретикулума. Исключение составляют лейкопласты *D. capillaris* (секция *Drosera*) и *D. nitidula* (секция *Lamprolepis*), в которых на периферии строма образуется 2 концентрических тилакоида, а также *D. lanata* (секция *Lasiocephala*) и *D. peltata* (секция *Ergaleium*), в чьих пластидах периферические мембранные

структуры отсутствуют. У 12 из 27 видов *Drosera* на поперечных срезах лейкопластов отчетливо виден трубчатый комплекс. Оказалось, что у видов, не имеющих в пластидах трубчатого комплекса, пластидный ретикулум отсутствует и редко образуются тилакоиды.

Если сравнить степень развития внутренней мембранной системы пластид в секреторных клетках волосков росянок и терпеноидогенных клетках, то можно увидеть следующее. Сильное развитие внутрипластидных мембран отмечено в млечниках *Euphorbia characias* (Marty, 1971), в эпителии смоляных ходов хвойных (Васильев, 1977), в пельтатных железках *Origanum dictamnus* (Bosabalidis, Tsekos, 1982b), в секреторных вместилищах *Citrus sinensis* или железистых волосках *Achillea millefolium* (Cheniclet, Carde, 1985); слабое развитие — в железках *Betula pendula* и *Populus suaveolens* (Васильев, 1977), в волосках *Lippia triphylla* (Cesadogo, Rascio, 1982), в смоляных ходах *Cryptomeria japonica* (Cheniclet, Carde, 1985). На основании сопоставления структуры пластид с выходом эфирных масел было сделано заключение, что у растений, где в составе терпенов преобладают монотерпены, пластиды лишены внутренних мембран, но характеризуются высоким отношением площади поверхности лейкопластов к их объему (Cheniclet, Carde, 1985).

В лейкопластах секреторных клеток *D. anglica* встречаются крупные кристаллы, скорее всего белковые (Васильев, Гамалей, 1975). Для железистых волосков *D. adelae*, *D. capillaris*, *D. natalensis*, *D. neocaledonica*, *D. nitidula* и *D. paleacea* характерны мелкие паракристаллические образования неизвестной природы. В белковых включениях лейкопластов *Solanum* и *Lycopersicon* была обнаружена полифенолоксидаза (Yu et al., 1992). На этом основании мы предполагаем, что данный фермент, один из основных, имеющих отношение к синтезу фенольных соединений, локализован в кристаллах или паракристаллических образованиях железистых волосков видов *Drosera*.

Парциальный объем пластоглобул варьирует в зависимости от вида растений от 1 до 6 %. В лейкопластах *D. indica* (секция *Arachnopus*), *D. aliciae*, *D. anglica*, *D. hilaris* и *D. rotundifolia* (секция *Drosera*), *D. nitidula* (секция *Lamprolepis*) этот показатель наивысший. Самые крупные пластоглобулы обнаружены в пластидах *D. anglica*, *D. capillaris*, *D. natalensis* (секция *Drosera*), *D. indica* (секция *Arachnopus*), *D. regia* (подрод *Regiae*). Как видно из табл. 2, у растений секций *Arachnopus*, *Drosera* и подрода *Regiae* имеет место синтез преимущественно 7-метилюглона. Мы считаем, что одной из причин увеличения размеров и парциального объема пластоглобул является отложение в них предшественников этого нафтохинона. По данным некоторых авторов (Heinrich et al., 1980), накопление терпеноидов также сопровождается появлением в пластидах липидных капель.

В секреторных клетках 23 исследованных видов *Drosera* лейкопласты в той или иной степени контактируют с цистернами эндоплазматического ретикулума. У 14 видов росянок протяженность таких контактов не велика, у остальных 9 видов ретикулярные футляры хорошо развиты (*D. anglica*, *D. burkeana*, *D. capillaris*, *D. cuneifolia*, *D. hilaris*, *D. rotundifolia* из секции *Drosera*; *D. dilatatopetiolaris* из секции *Lasiocephala*; *D. menziesii* из секции *Ergaleium*; *D. macrophylla* из секции *Erythrorhiza*). Самые длинные ретикулярные обкладки характерны для пластид *D. rotundifolia*. При сопоставлении с биохимическими данными можно видеть, что только у растений, в клетках которых формируются протяженные контакты эндоплазматического ретикулума с лейкопластами, происходит синтез какого-либо нафтохинона (табл. 1). Исключением являются *D. dilatatopetiolaris* и *D. menziesii*, у которых ретикулярные футляры хорошо развиты, однако до сих пор нафтохиноны не выявлены.

На основании относительно коротких (по сравнению с терпеноидогенными клетками) ретикулярных обкладок, характерных для пластид волосков растений рода *Drosera*, мы пришли к предположению о небольшом объеме нафтохинонов, синтезируемых этими растениями. Решению вопроса о корреляции между размерами футляров и синтезом хиноидных пигментов могли бы способствовать данные о количественном составе последних. К сожалению, в сводке A. Culham и R. Gornall (1994) имеются указания лишь на факт наличия или отсутствия плюмбагина и 7-метилюглона, тогда как количественное содержание пигментов приводится только в единичных оригинальных работах (Durand, Zenk, 1974, 1976; Budzianowski, 1995; Pakulski, Budzianowski, 1996). Так, у *D. capensis* выход 7-метилюглона составляет лишь 2 $\mu\text{моль/г}$ сырого веса (Durand, Zenk, 1976), а у *D. spatulata* — и того меньше, всего 0.025 $\mu\text{моль/г}$ сырого веса (Budzianowski, 1995). В отличие от нафтохинонов выход эфирных масел из 45 видов терпеноидогенных растений был существенно выше и составлял от 0.1 до 20 $\mu\text{моль/г}$ сырого веса (Cheniclet, Carde, 1985).

О более низком содержании нафтохинонов в железках росянок по сравнению с содержанием терпеноидов в синтезирующих эти вещества клетках других растений может говорить и парциальный объем пластид. В секреторных клетках волосков *Drosera* он уступает такому же показателю в терпеноидогенных железках. Если у *D. rotundifolia* доля пластид в цитоплазме составляет 2.4 %, а в пересчете на всю клетку она оказывается еще меньшей (Муравник, Иванова, 2003), то у растений, синтезирующих эфирные масла или другие терпены, парциальный объем пластид в несколько раз больше, от 4 (Vassilyev, 2000) до 30 % на клетку (Cheniclet, Carde, 1985).

Характерной особенностью цитоплазмы секреторных клеток железистых волосков всех видов *Drosera* является контакт пластид с митохондриями. Он был обнаружен также в эпителиальных клетках смоляных ходов некоторых видов сем. *Araliaceae* на стадии секреции терпеноидов (Колалите, 2001).

Таким образом, на основании полученных ультраструктурных данных мы приходим к заключению, что пластиды секреторных клеток железок у представителей рода *Drosera* связаны с синтезом нафтохинонов. Своеобразным маркером синтеза 7-метилюглона или его предшественников является отложение более крупных, чем у других видов росянок, пластоглобул. Необходимыми условиями для экспорта нафтохинонов из пластид являются присутствие по периферии стромы тилакоидов или пластидного ретикулума, большая площадь поверхности лейкопластов и наличие рядом с ними ретикулярных футляров.

Что касается таксоноспецифических особенностей строения пластид в роде *Drosera*, следует отметить большое разнообразие формы, размеров и степени развития внутренних мембран лейкопластов из подрода *Drosera*. Их тилакоиды могут быть одиночными или собранными в группы, имеются или отсутствуют периферический пластидный ретикулум и трубчатый комплекс, в строме встречаются пластоглобулы, кристаллы, паракристаллические образования. Поверхность соприкосновения эндоплазматического ретикулума с оболочкой лейкопластов варьирует от точечной до весьма протяженной. Подобное разнообразие можно объяснить тем, что в подрод *Drosera* входят виды, относящиеся к 16 секциям (Seine, Barthlott, 1994), которые к тому же имеют полифилетическое происхождение (Rivadavia et al., 2003). Среди растений подрода *Drosera* одни виды синтезируют нафтохиноны, другие — нет.

Лейкопласты волосков росянок из подрода *Ergaleium* менее разнообразны: они характеризуются небольшим размером, удлиненной формой, образованием групп

тилакоидов, наличием контактов гранулярного эндоплазматического ретикулума с оболочкой пластид. Все виды растений, принадлежащие к секциям этого подрода, синтезируют в основном плюмбагин.

Строение пластид *D. regia* не имеет каких-либо специфических особенностей, за исключением более крупных размеров, и мало отличается от строения лейкопластов росянок из подрода *Drosera*; для растений этого таксона также характерен синтез как 7-метилглюкона, так и плюмбагина. Тем не менее на основании морфологического (Stephens, 1926) и цитогенетических (Kondo, 1976) признаков, кладистического анализа (Rivadavia et al., 2003), а также географического распространения *D. regia* образует особый монотипный подрод.

Обнаруженная в настоящей работе связь между ультраструктурными особенностями лейкопластов в железистых волосках *Drosera* и синтезом этими растениями хиноидных пигментов подтверждает существующую внутривидовую классификацию, построенную на основании биохимических признаков.

Благодарности

Мы благодарим всех коллег, приславших нам семена, почки и живые растения разных видов *Drosera*: д-ра Lubomir Adamec, д-ра Daniel Joel, Allen Lowrie, сотрудников ботанических садов Гёттингена и Тюбингена, а также Центрального ботанического сада Киева. Мы признательны А. Е. Васильеву за критические замечания, высказанные при обсуждении рукописи.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 01-04-48806).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Васильев А. Е. Функциональная морфология секреторных клеток растений. Л., 1977. 208 с.
- Васильев А. Е., Гамалей Ю. В. Белковые кристаллы в клетках растений // Цитология. 1975. Т. 17. Вып. 4. С. 371—389.
- Гудвин Т., Мерсер Э. Введение в биохимию растений. М., 1986. Т. 2. 312 с.
- Запрометов М. Н. Фенольные соединения. Распространение, метаболизм и функции в растениях. М., 1993. 272 с.
- Колалите М. Р. Ультраструктура смоляных ходов некоторых видов сем. *Araliaceae* // Раст. ресурсы. 2001. Т. 37. Вып. 4. С. 56—62.
- Муравник Л. Е., Иванова А. Н. Ультраструктурная характеристика секреторных клеток листовых железок растений *Droseraceae* в связи с синтезом нафтохинонов. 1. Вакуоли и клеточная оболочка // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 11. С. 16—25.
- Муравник Л. Е., Иванова А. Н. Ультраструктурная характеристика секреторных клеток листовых железок растений *Droseraceae* в связи с синтезом нафтохинонов. 2. Цитоплазма // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 1. С. 59—68.
- Пасешиниченко В. А. Регуляция терпеноидного биосинтеза в растениях и его связь с биосинтезом фенольных соединений // Физиология растений. 1995. Т. 42. Вып. 5. С. 787—804.
- Ascensão L., Marques N., Marques N., Pais M. S. Peltate glandular trichomes of *Leonotis leonurus* leaves: ultrastructure and histochemical characterization of secretions // Int. J. Plant Sci. 1997. Vol. 158. N 3. P. 249—258.
- Bendz G., Lindberg G. Naphthoquinones and anthocyanins from two *Drosera* species // Acta Chemica Scandinavica. 1968. Vol. 22. N 8. P. 2722—2723.
- Bosabalidis A. M., Tsekos I. Ultrastructural studies on the secretory cavities of *Citrus deliciosa* Ten. I. Early stages of the gland cell differentiation // Protoplasma. 1982a. Vol. 112. P. 55—62.
- Bosabalidis A. M., Tsekos I. Glandular scale development and essential oil secretion in *Origanum dictamnus* L. // Planta. 1982b. Vol. 156. N 6. P. 496—504.
- Budzianowski J. Naphthoquinones of *Drosera spathulata* from *in vitro* cultures // Phytochem. 1995. Vol. 40. N 4. P. 1145—1148.

Cesadaro G., Rascio N. Glands of *Lippia triphylla* (L'Her.) O. Kuntze // Cytobios. 1982. Vol. 35. N 138. P. 85—94.

Cheniclet C., Carde J.-P. Presence of leucoplasts in secretory cells and of monoterpenes in the essential oil: a correlative study // Israel J. Bot. 1985. Vol. 34. P. 219—238.

Culham A., Gornall R. J. The taxonomic significance of naphthoquinones in the *Droseraceae* // Biochem. Syst. Ecol. 1994. Vol. 22. P. 507—515.

DeBuhr L. E. Sectional reclassification of *Drosera* subgenus *Ergaleium* (*Droseraceae*) // Austral. J. Bot. 1977. Vol. 25. P. 209—218.

De Candolle A. P. *Droseraceae* // Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. 1824. Vol. 1. P. 317—320.

Diels L. *Droseraceae*. Das Pflanzenreich. Leipzig, 1906. Bd 26. S. 1—136.

Durand R., Zenk M. H. The homogenisate ring-cleavage pathway in the biosynthesis of acetate-derived naphthoquinones of the *Droseraceae* // Phytochem. 1974. Vol. 13. P. 1483—1492.

Durand R., Zenk M. H. The biosynthesis of the naphthoquinone 7-D methyljuglone // Biochem. Physiol. Pflanz. 1976. Bd 169. S. 213—217.

Gleizes M., Pauly G., Carde J.-P. et al. Monoterpene hydrocarbon biosynthesis by isolated leucoplasts of *Citrofortunella mitis* // Planta. 1983. Vol. 159. P. 373—381.

Heinrich G., Schultze W., Wegener R. Zur Kompartimentierung der Synthese von Mono- und Sesquiterpenen des ätherischen Öls bei *Poncirus trifoliata* // Protoplasma. 1980. Vol. 103. P. 115—130.

Kondo K. A cytotoxic study in some species of *Drosera* // Rhodora. 1976. Vol. 78. N 815. P. 532—541.

Marchant N. G., Aston H. I., George A. S. *Droseraceae*. Flora of Australia. Canberra, 1982. Vol. 8. P. 9—64.

Marty F. Differentiation des plastides dans les laticifères d'*Euphorbia characias* L. // C. R. Acad. Sci. 1971. T. 272 D. N 2. P. 223—226.

McCaskill D. M., Croteau R. Monoterpene and sesquiterpene biosynthesis in glandular trichomes of peppermint (*Mentha × piperita*) rely exclusively on plastid-derived isopentenyl diphosphate // Planta. 1995. Vol. 197. N 1. P. 49—56.

Pakulski G., Budzianowski J. Ellagic acid derivatives and naphthoquinones of *Dionaea muscipula* from *in vitro* cultures // Phytochem. 1996. Vol. 41. N 3. P. 775—778.

Planchon J. E. Sur la famille des *Droseraceae* // Ann. Sci. Nat. Bot. Série 3. 1848. T. 9. P. 185—310.

Rivadavia F., Kondo K., Kato M., Hasebe M. Phylogeny of the sundews, *Drosera* (*Droseraceae*), based on chloroplast *rbcl* and nuclear 18S ribosomal DNA sequences // Am. J. Bot. 2003. Vol. 90. N 1. P. 123—130.

Seine R., Barthlott W. Some proposals on the infrageneric classification of *Drosera* L. // Taxon. 1994. Vol. 43. N 4. P. 583—589.

Stephens E. L. A new sundew, *Drosera regia* (Stephens), from the Cape Province // Trans. Roy. Soc. South Africa. 1926. Vol. 8. P. 309—312.

Thomson R. H. Naturally occurring quinones. London, 1987.

Vassilyev A. E. Quantitative ultrastructural data of secretory duct epithelial cells in *Rhus toxicodendron* // Int. J. Plant Sci. 2000. Vol. 161. N 4. P. 615—630.

Yu H., Kowalski S. P., Steffens J. C. Comparison of polyphenol oxidase expression in glandular trichomes of *Solanum* and *Lycopersicon* species // Plant Physiol. 1992. Vol. 100. N 4. P. 1885.

Zenk M. H., Furbinger M., Steglich W. Occurrence and distribution of 7-methyljuglone and plumbagin in the *Droseraceae* // Phytochem. 1969. Vol. 8. P. 2199—2200.

SUMMARY

Leaf gland secretory cells in 27 *Drosera* species from 3 subgenera and 10 sections were studied by electron microscopy. Absolute and relative sizes of plastids and their components as well as other quantitative and qualitative features approved differences between species of different sections in *Drosera* genus. Assumption was made about participation of secretory cell leucoplasts in the synthesis and transport of the quinone pigments. Correlation was found between ultrastructural features and taxon-specific naphthoquinone composition that had been described by other authors. Plastids in *Drosera* subgenus vary in size, shape and development of inner membrane system. In secretory cells, contact length of endoplasmic reticulum to plastid envelope varies greatly. The plants of *Drosera* subgenus can synthesize only 7-methyljuglone or no naphthoquinones at all. Plastids in *Ergaleium* subgenus are small, elongated in shape. These plants produce only plumbagin. Leucoplasts of *Regiae* subgenus are the largest among the studied ones. Both plumbagin and 7-methyljuglone were found in *Regiae* plants.

УДК 581.82

© А. Е. Васильев, Н. К. Котеева

ХЛОРОПЛАСТЫ НЕКТАРНИКОВ: ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЙ ИСТОЧНИК КОМПОНЕНТОВ НЕКТАРА?

A. E. VASSILYEV, N. K. KOTEYEVA. CHLOROPLASTS OF NECTARIES,
ARE THEY AN ADDITIONAL SOURCE OF NECTAR COMPONENTS?

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: vas@kd1537.spb.edu
Поступила 25.11.2003

Проведен детальный сравнительный морфометрический анализ хлоропластов флоральных нектарников в период секреции нектара и хлоропластов клеток палисадного мезофилла закончивших рост листьев *Barbarea vulgaris*. Установлено, что хотя нектарниковые хлоропласты значительно мельче мезофилльных, по признакам структуры и степени развития тилакоидной системы они очень близки. На основании полученных структурных данных высказано предположение, что хлоропласты секреторных клеток нектарников сурепки осуществляют фотосинтез, и его продукты служат дополнением к компонентам нектара, поступающим из терминальной флоэмы нектарника.

Ключевые слова: нектарники, морфометрия, фотосинтез, хлоропласты.

Секреторные клетки нектарников у разных растений содержат разные типы пластид — чаще амилопласты, иногда лейкопласты, хлоропласты или глобулярные хромопласты, редко промежуточные между 2 последними типами хлорохромопласты (Васильев, 1977). Секреторные клетки флоральных нектарников обычно накапливают крахмал в амилопластах в период, предшествующий секреции. Источником крахмала являются фотоассимиляты, притекающие в нектарник из терминальной флоэмы проводящих пучков. С началом секреции количество крахмала может постепенно уменьшаться, часто до полного исчезновения перед прекращением секреции (Dumas et al., 1974—1976; Durkee et al., 1981; Zandonella, Piolat, 1982, Nepi et al., 1996, и др.). Сахара, образующиеся в результате гидролиза запасенного в секреторных клетках до начала секреции крахмала, могут служить дополнительным источником компонентов нектара.

Экстрафлоральные нектарники у многих растений, а флоральные — у некоторых имеют зеленую окраску и содержат хлоропласты. J. L. Vesprini с соавт. (1999), изучавшие флоральные нектарники 2 видов *Helleborus*, обнаружили типичную красную флуоресценцию хлорофилла при наблюдении под микроскопом в УФ-свете. На этом основании они высказали предположение, что секреторная ткань этих и других растений с зелеными нектарниками осуществляет фотосинтез, поставляя материал для образования нектара.

Мы провели детальный сравнительный морфометрический анализ хлоропластов флоральных нектарников и мезофилла закончивших рост листьев *Barbarea vulgaris* L. (*Brassicaceae*). Это позволило более обоснованно предполагать, что хлоропласты в зеленых нектарниках способны обогащать нектар угле-

водами и другими веществами за счет собственного фотосинтеза, подобно тому, как гидролиз запасного крахмала не зеленых нектарников способен обогащать нектар глюкозой.

Материал и методика

Материал для исследования — нектарники и лепестки цветков в день и накануне дня раскрытия, зеленые растущие стручки и розеточные листья *Barbarea vulgaris* собирали в полдень в парке Ботанического института С.-Петербурга. Фиксацию проводили 5—6 ч на холоде в 3%-м растворе глутаральдегида на фосфатном буфере (рН 7.4), постфиксацию — в 2%-м растворе четырехоксида осмия на фосфатном буфере (рН 8.0) 10—12 ч, обезвоживали в серии спирта и ацетона, заливали в смесь эпоксидных смол аралдита и эпона. Ультратонкие срезы контрастировали уранилацетатом и цитратом свинца в течение 5—10 мин. Срезы изучали и фотографировали в трансмиссионном электронном микроскопе Hitachi-600.

Для морфометрии использовали снимки (по 25 шт.) срезов секреторных клеток 2—5-го слоев нектарника и клеток палисадного мезофилла листа. Площадь среза и линейные размеры клеток и клеточных компонентов определяли, используя компьютерную программу анализа изображений Image Tool 1.28. Парциальный объем компонентов клетки вычисляли как отношение площади их среза к площади среза клетки. Подсчитывали число хлоропластов на 100 мкм² среза клеток и цитоплазмы, а также протяженность мембран их тилакоидной системы. Коэффициент гранальности рассчитывали как отношение протяженности контактирующих в гранах мембран тилакоидов к не контактирующим (наружные мембраны тилакоидов гран и мембраны тилакоидов стромы). Полученные данные анализировали с использованием программы Microsoft Excel 7.0. Достоверность различий оценивали по t-критерию Стьюдента для 5 % уровня значимости.

Результаты

Флоральные нектарники сурепки (в цветке их 4: 2 медианных и 2 латеральных) резко выделяются своей темно-зеленой окраской на фоне желтых лепестков и тычинок и бледно-зеленой завязи. Почти четверть объема секреторных клеток в нектарниках занимают хлоропласты (см. таблицу), обуславливающие зеленый цвет железок. По парциальному объему пластид и числу их на единицу площади среди цитоплазмы нектарники превосходят мезофилл. В нектарнике хлоропласты обычно собраны в группы по 5—10 без предпочтительной ориентации в более или менее изодиаметрической секреторной клетке (табл. I, а), тогда как в палисадном мезофилле они располагаются плотно в 1 слой и длинной осью ориентированы параллельно длинной оси клетки (табл. I, б). Форма пластид нектарников значительно менее правильная, чем форма плосковыпуклых линз у хлоропластов мезофилла. Размеры — в несколько раз меньше (см. таблицу).

В момент фиксации (полдень) нектарниковые пластиды практически не содержали крахмала (см. таблицу), лишь на очень немногих их срезах можно было видеть мелкие крахмальные зерна (табл. II, а). В хлоропластах мезофилла уровень крахмалонакопления был значительно выше, но и здесь он был небольшим по сравнению с максимально наблюдаемым в этой ткани. Пластоглобулы — показатели

Количественные параметры хлоропластов секреторных клеток нектарника
и клеток мезофилла листа *Barbarea vulgaris*

	Нектарник	Лист
Площадь среза клетки, мкм^2	143.7 ± 7.7	1315.9 ± 77.3
Парциальный объем, %		
вакуолей	11.9 ± 2.2	73.2 ± 1.9
хлоропластов	24.1 ± 1.8	16.4 ± 1.4
Число хлоропластов		
на 100 мкм^2 среза клетки	7.8 ± 0.6	1.3 ± 0.1
на 100 мкм^2 среза цитоплазмы	25.3 ± 1.9	16.9 ± 1.5
Площадь среза 1 хлоропласта, мкм^2	2.2 ± 0.1	11.7 ± 0.3
Линейные размеры хлоропластов, мкм		
длинная ось	2.8 ± 0.1	6.5 ± 0.2
короткая ось	1.3 ± 0.1	2.1 ± 0.2
Число пластоглобул на срез хлоропласта	3.4 ± 0.3	9.9 ± 1.6
Диаметр пластоглобул, мкм	0.10 ± 0.01	0.16 ± 0.02
Парциальный объем в хлоропласте, %		
крахмальных зерен	1.2 ± 0.6	5.0 ± 0.9
пластоглобул	1.6 ± 0.6	2.9 ± 0.2
Тилакоидная система		
Длина мембран тилакоидов на 1 мкм^2 среза хлоропласта, мкм	12.3 ± 0.7	16.3 ± 1.7
Число гран, %		
из 2—3 тилакоидов	78.8 ± 2.1	86.3 ± 4.2
из 4—6 тилакоидов	19.7 ± 2.1	11.0 ± 1.9
из 7—10 тилакоидов	1.4 ± 0.3	2.6 ± 1.0
из 11—20 тилакоидов	0	0.2 ± 0.1
Коэффициент гранальности	0.95 ± 0.03	0.99 ± 0.05

возрастного состояния пластид в клетках нектарников — были мелкими, доля их почти в 2 раза ниже, чем в хлоропластах мезофилла (см. таблицу).

Специфическая особенность секреторных клеток нектарников сурепки — наличие обычно не сплошных «футляров» из цистерны гранулярного эндоплазматического ретикулума (табл. II, а, б). Цистерна располагается параллельно пластидной оболочке и близко (на расстоянии $0.01—0.02 \text{ мкм}$) к ней. Мембранно-связанные полисомы находятся с обеих сторон цистерны. Ретикулярный футляр вокруг хлоропластов клеток мезофилла листа (табл. II, в) и стручка (табл. II, г) отсутствует.

Однако по основным показателям, имеющим значение для оценки фотосинтезирующих возможностей хлоропластов нектарника, — степени развития и структуре тилакоидной системы (протяженность мембран тилакоидов на единицу площади среза пластиды, размер гран, коэффициент гранальности) — хлоропласты сравниваемых типов клеток оказались сходными (табл. II, а, в; см. таблицу). Периферический пластидный ретикулум везде практически отсутствовал.

В клетках мезофилла растущих стручков сурепки, по глазомерной оценке, мембранная система хлоропластов была развита несколько слабее, чем в клетках листа, преобладали спаренные тилакоиды, однако уровень крахмалонакопления был выше (табл. II, г). В хлоропластах всех 3 типов клеток выявлялись рибосомы.

Хлоропласты секреторных клеток нектарников до начала секреции (в бутоне накануне раскрытия) заметно не отличались (согласно глазомерной оценке)

по структуре от пластид секретирующих клеток, однако ретикулярный футляр вокруг них отсутствовал.

В клетках лепестков пластиды были представлены мелкими (1.5—2 мкм в диам.) почти сферическими хромопластами без внутренних мембран, но с пластоглобулами, занимающими основной объем пластиды (табл. II, д). Пигменты, растворенные в этих глобулах, обуславливают желтый цвет лепестков.

Обсуждение

Полученные морфометрические данные и данные визуального анализа свидетельствуют о том, что хлоропласты секреторных клеток нектарника *Barbarea vulgaris* по степени развития и структуре тилакоидной системы очень сходны с фотосинтезирующими хлоропластами клеток мезофилла листа и стручка этого растения. Они характеризуются невысокими коэффициентами гранальности, сравнительно небольшой протяженностью внутренних мембран, преобладанием очень мелких гран и отсутствием периферического пластидного ретикулума. Эти особенности характеризуют хлоропласты светлюбивых растений, к которым относится сурепка. Выявленное сходство хлоропластов нектарника с фотосинтезирующими хлоропластами дает основание предполагать осуществление нектарником одновременно с секреторной и фотосинтезирующей функции. Образующиеся в результате фотосинтеза углеводы служат дополнительным источником компонентов нектара подобно глюкозе, образующейся при гидролизе крахмала у тех растений, для нектарников которых характерны амилопласты.

Такие тканеспецифические черты хлоропластов секреторной ткани нектарников *Barbarea vulgaris*, как меньший размер, глубинное расположение в клетке, очень низкий уровень крахмалонакопления, наличие ретикулярных футляров, с нашей точки зрения, не противоречат представлению о фотосинтезирующей функции этих пластид.

Хлоропласты характерны также для секреторных клеток флоральных нектарников *Brassica napus* — другого изученного представителя сем *Brassicaceae* (Davis et al., 1986). С помощью люминесцентного микроскопа авторы продемонстрировали обильное крахмалонакопление в этих клетках, однако на электронно-микроскопических снимках (рис. 8 и 9 в их статье) крахмальные зерна в хлоропластах отсутствуют. Эти противоречивые данные, по нашему мнению, могут быть объяснены тем, что фиксация для электронной микроскопии проводилась в начале дня, когда, как и у *Barbarea vulgaris*, ассимиляционный крахмал еще не успел накопиться, и вечером.

Уместно отметить, что у *Ailanthus glandulosa* структура пластид, представленных в нектарниках также хлоропластами, при переходе к секреции существенно изменяется, причем по-разному в зависимости от положения нектарника (Bory, Clair-Maczulajtys, 1986). Во флоральных нектарниках в хлоропластах появляются крахмальные зерна, размер пластид увеличивается, они сохраняют линзовидную форму, степень развития тилакоидной системы (по глазомерной оценке) возрастает. По нашему мнению, эти данные свидетельствуют о том, что в секретирующих нектар клетках этого растения, как и в нектарниках *Barbarea vulgaris*, происходит фотосинтез. В клетках же экстрафлоральных нектарников айланты переход к секреции сопровождается не увеличением, а уменьшением степени развития тилакоидной системы, в том числе уменьшением размера гран, уплотнением стромы, утратой дисковидной формы органелл и исчезновением крахмальных зерен, накопленных до начала секреции. Мы считаем, что и в этих нектарниках фотосинтез возможен.

Что касается ретикулярных футляров, то они отчетливо видны в хлоропластах секреторных клеток нектарника *Brassica napus* на снимках (рис. 7, 8) в статье А. Davis с соавт. (1986), хотя в тексте о них не упоминается. Возможно, что они являются таксоно-специфической особенностью нектарников представителей сем. *Brassicaceae*. Ретикулярные футляры постоянно встречаются у хлоропластов большинства отделов водорослей (Gibbs, 1981) и лейкопластов некоторых типов секреторных клеток сосудистых растений (Васильев, 1977; Васильев, Муравник, 1986). Предполагают, что они способствуют обмену метаболитами между пластидами и эндоплазматическим ретикуломом или участвуют в транспорте секрета из пластид. При этом у большинства водорослей от футляра отчленяются содержащие метаболиты пузырьки, мембрана которых сливается с наружной мембраной оболочки хлоропласта (Gibbs, 1981). У сосудистых растений обмен между пластидами и ретикуломом, вероятно, происходит путем образования анастомозов их мембран (McLean et al., 1988).

Благодарности

Работа выполнялась при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 02-04-49019).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Васильев А. Е. Функциональная морфология секреторных клеток растений. Л., 1977. 206 с.
- Васильев А. Е., Муравник Л. Е. Изменение ультраструктуры нестимулированных пищеварительных железок *Pinguicula vulgaris* (Lentibulariaceae) в связи с секрецией // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 8. С. 1050—1059.
- Bory G., Clair-Maczulajty D. Nectaires extrafloraux et floraux de l'*Ailanthus glandulosa*: Aspects ultrastructuraux des cellules sécrétrices // Rev. Cytol. Biol. Végét. 1986. Т. 9. Fasc. 3—4. P. 193—212.
- Davis A. R., Peterson R. L., Shuel R. W. Anatomy and vasculature of floral nectaries of *Brassica napus* (Brassicaceae) // Can. J. Bot. 1986. Vol. 64. N 11. P. 2508—2516.
- Dumas C., Perrin A., Rougier M., Zandonella P. Some ultrastructural aspects of different vegetal glandular tissues // Portug. Acta Biol. 1974—1976. Vol. 14. Sér. A. P. 501—520.
- Durkee L. T., Gaal D. J., Reisner W. H. The floral and extrafloral nectaries of *Passiflora*. I. The floral nectary // Amer. J. Bot. 1981. Vol. 68. N 4. P. 453—462.
- Gibbs S. P. The chloroplast endoplasmic reticulum: structure, function, and evolutionary significance // Intern. Rev. Cytol. 1981. Vol. 72. P. 49—99.
- McLean B., Whatley J. M., Juniper B. E. Continuity of chloroplast and endoplasmic reticulum membranes in *Chara* and *Equisetum* // New Phytologist. 1988. Vol. 109. N 1. P. 59—65.
- Nepi M., Pacini E., Willemse M. T. M. Nectary biology of *Cucurbita pepo*: ecophysiological aspects // Acta Bot. Neerl. 1996. Vol. 45. N 1. P. 41—54.
- Vesprini J. L., Nepi M., Pacini E. Nectary structure, nectar secretion patterns and nectar composition in two *Helleborus* species // Plant Biol. 1999. Vol. 1. N 5. P. 560—568.
- Zandonella P., Piolat C. Nectaires et sécrétion du nectar chez *Thunbergia laurifolia* (Acanthacées) // Bull. Soc. Bot. France. Actual. Bot. 1982. Vol. 129. N 1. P. 109—116.

SUMMARY

A detailed comparative morphometric analysis was made of flower nectary chloroplasts at the stage of nectar secretion and chloroplasts of fully grown leaf mesophyll cells of *Barbarea vulgaris* (Brassicaceae). The nectary chloroplasts are much smaller than those of the leaf, but are very similar to them by the characteristics of the structure and extension of their thylakoid system. Based on the morphometric data obtained, a proposal was offered that the nectary chloroplasts in *B. vulgaris* perform photosynthesis, whose products serve as an addition to the nectar components coming from the terminal phloem of the nectary.

УДК 581.9 : 581.5 : 551.234 (571.651)

© Е. А. Ходачек, М. В. Соколова

**БОТАНИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА
ШИРОТНОГО ПРОФИЛЯ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ
ПОЛУОСТРОВА ТАЙМЫР (БАССЕЙН РЕКИ ЛЕНИВОЙ)****E.A. KHODACHEK, M.V. SOKOLOVA. BOTANICAL-GEOGRAPHICAL CHARACTERISTIC
OF A LATITUDINAL TRANSECT THROUGH THE NORTH-WESTERN COAST
OF TAIMYR PENINSULA (THE LENIVAYA RIVER BASIN)**

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: khodachek@IK 6026.spb.edu
Поступила 05.11.2003

Изложены результаты ботанико-географического и флористического обследования долины р. Ленивой на территории общей протяженностью около 150 км по широтному профилю с севера на юг: от Карского моря до северных предгорий Западных Бырранга. Дана краткая характеристика растительности и отмечены изменения в видовом составе зональных сообществ с продвижением с севера на юг. Представлен список видов и подвидов сосудистых растений долины р. Ленивой с указанием пунктов их местонахождений. Работа проводилась методом локальных флор. Рассчитаны абсолютные и относительные меры сходства флор по различным признакам. Проведено сравнение с конкретной флорой пос. Тарей подзоны северных гипоарктических тундр Таймыра.

Ключевые слова: конкретная и локальная флоры, широтные и долготные элементы флоры, растительность, подзона, п-ов Таймыр, долина р. Ленивой.

Район исследования. Проведенное исследование продолжает серию публикаций по флоре северо-западного побережья п-ова Таймыр. Ранее (Ходачек, Соколова, 1989) мы касались самой северной части территории — узкой прибрежной полосы Карского моря в районе мысов Стерлегова, Поворотного, бухты залива Лентий. Настоящая статья посвящена ботанико-географической и флористической характеристикам долины р. Ленивой по широтному профилю с севера на юг: от берега моря (в районе мыса Стерлегова), далее в глубь материка до северных предгорий Западных Бырранга. Общая протяженность территории 150 км. В ряде маршрутов на удалении 10, 25, 50, 75, 90, 123, 136 км от берега Карского моря до оз. Сожаления (Западные Бырранга, гряда Бегичева) проведены наблюдения за подзональными изменениями растительности и флористические сборы. На побережье в районе мыса Стерлегова первые сборы цветковых растений были сделаны Б. А. Тихомировым (1948), бассейн же р. Ленивой не был обследован, флористические сборы с этой территории отсутствовали. Лишь в последние годы появились сведения по флоре устья р. Непонятой (среднее течение р. Ленивой) (Матвеева, Заноха, 1997).

Задачи исследования. 1) выявить особенности флоры долины р. Ленивой, полностью расположенной в подзоне арктических тундр (Юрцев и др., 1978), пересекающей ее с юга на север от северных предгорий Западных Бырранга до Кар-

ского моря; 2) сравнить между собой флоры в 7 точках, расположенных примерно на равных расстояниях друг от друга (через 25 км) по всей равнинной части долины реки от устья до выхода ее из гор.

Материал и методика

Работа проводилась методом конкретных флор (Толмачев, 1931; Юрцев, 1975, 1982) с использованием количественных методов сравнения (Юрцев, Сёмкин, 1980): рассчитаны абсолютные и относительные меры сходства флор по различным признакам (видовому богатству, таксономической структуре на уровне семейств и родов, по широтной и долготной географической структуре). Для расчета коэффициентов относительного попарного сходства флор в работе использована мера сходства Сьеренсена-Чекановского, для расчета участия отдельных элементов в составе флоры в целом применен аналогичный коэффициент, модифицированный Б. И. Сёмкиным (1973) для весовых множеств. Данная методика применялась ранее для количественного сравнения конкретных флор Таймыра (Соколова, 1984а, б; 1985; Ходачек, Соколова, 1989; Сафронова, Соколова, 1989). Проведено сравнение изученных флор с локальной флорой равнинной части окрестностей пос. Тарей, расположенного в западной части п-ова Таймыр в устье р. Тареи (Полозова, Тихомиров, 1971), типичной для подзоны северных гипоарктических тундр (Юрцев и др., 1978). Во флору долины р. Ленивой включена также конкретная флора устья реки — мыса Стерлегова (Ходачек, Соколова, 1989). Список видов и подвидов долины р. Ленивой дан с указанием местонахождений. Семейства и роды располагаются по системе Энглера, виды — согласно Арктической флоре СССР (1960—1987), названия также согласованы с Арктической флорой СССР с некоторыми коррективами по сводке С. К. Черепанова (1981). В работе также приведен показатель доли криофитов во флорах и соотношения количества криофитов и некриофитов (Юрцев, 1981).

Природные условия района

Рельеф, геология. Территория бассейна р. Ленивой представляет собой увалистую равнину с отметками высот от 50 м над ур. м. в устье реки до 300 м в ее верховьях. Высота северных отрогов гор Бырранга — 400—600 м над ур. м. По данным геологов, в районе исследования метаморфические породы перекрываются неметаморфизованными кембрийскими отложениями (Урванцев, 1931). Метаморфические породы представлены здесь гнейсами и кристаллическими сланцами протерозойского возраста, а также филитами и песчаниками нижнекембрийского возраста (Аникеев и др., 1941). Карбонатные породы в районе крайне редки, но в виде конкреций и линзовидных прослоек встречаются постоянно в отложениях раннего протерозоя, а также среди метапелитовых и метапсамитовых пород. В низовьях р. Ленивой и в бухте Воскресенского встречаются зеленые сланцы, широко распространенные на Таймыре (Шулятин, 1975). Верхний слой четвертичных отложений имеет аллювиально-делювиальное происхождение. В долине р. Ленивой чаще всего хорошо выражены пойма и одна или две надпойменные террасы. Берега реки очень разнообразны: высокие и низкие, крутые и пологие, местами скалистые. Вдоль берегов тянутся гряды сопок, нижние части их склонов иногда переувлажнены или заболочены.

Климат района континентальный, годовая амплитуда среднемесячных температур составляет 26 °С. Среднегодовая температура — -13.8 °С. Только два ме-

сяца в году имеют положительные среднемесячные температуры — июль и август (3.1° и 3.0 °С соответственно). Отрицательные температуры становятся устойчивыми в третьей декаде сентября. Продолжительность вегетационного периода — 2.5 мес. Осадков выпадает 334 мм в год, за вегетационный период — 130 мм. Постоянный снежный покров устанавливается во второй половине сентября и лежит до середины июня. Максимальная глубина снежного покрова на плакорах — 30 см. Окончательно снег сходит в конце июня—начале июля. Мерзлый грунт начинает оттаивать сразу после схода снега. Максимальная глубина сезонного протаивания на плакорах — 67 см. В районе преобладают ветры южных направлений.

Флора и растительность. По классификации В. Д. Александровой (1977), обследованная территория относится к подобласти арктических тундр. На основе изучения флоры и растительности нами выделено на данной территории три полосы. Первая начинается от берега Карского моря и протягивается примерно на 35 км к югу в глубь материка, вторая полоса выделена на расстоянии 36—70 км от берега моря, территория южнее 70 км и до самых северных предгорий Бырранга отнесена к третьей полосе.

Для первой полосы характерно развитие на плоских участках водоразделов и пологих склонах пятнистых тундр самого разнообразного облика. На суглинках распространены ивково-осоково-моховые полигонально пятнистые сообщества с доминированием *Carex arctisibirica* (содоминат *Salix polaris*), общее проективное покрытие (ОПП) 30—70 %, в том числе проективное покрытие (ПП) цветковых — 20—40 %, мхов — 50—60 %, лишайников — 10—15 %. На супесях и легких суглинках со щебнем развиты ивково-ожиково-моховые пятнистые сообщества с доминированием ожик (*Luzula confusa*, *L. nivalis*), ОПП — 70—90 %, в том числе ПП цветковых — 45-55 %, мхов — до 80 %, лишайников — 10—15 %. В моховом покрове перечисленных сообществ доминируют *Tomenthypnum nitens*, *Aulacomnium turgidum*, *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Racomitrium canescens*, в лишайниковом — *Thamnia vermicularis*, *Dactylina arctica*, *Cladonia amaurocraea*, виды рода *Cetraria*. На пониженных ровных поверхностях описанные пятнистые тундры чередуются с гигрофитными пушицево-моховыми сообществами с доминированием *Eriophorum brachyantherum*, *E. polystachion* и слабовыпуклыми буграми диаметром от 1 до 4 м, разбитыми на довольно крупные полигоны. Растительность на таких буграх развита только по трещинам и представлена в основном *Papaver polare* и *Luzula confusa*. В понижениях между плоскими грядами распространены двучленные комплексы, один из элементов которых приурочен к выпуклым, более сухим участкам со сплошным растительным покровом в основном из сфагновых мхов (из цветковых здесь развиты *Dupontia fisheri*, *Eriophorum polystachion*, *Stellaria edwardsii*, *Saxifraga cernua*), другой — к переувлажненным ложбинам с зелеными мхами и *Eriophorum polystachion*, *Dupontia fisheri*, изредка здесь встречаются *Cardamine pratensis* subsp. *angustifolia* и *Stellaria ciliatosepala*. Вершины увалов, сложенные песком или мелкой галькой, заняты разреженными злаково-разнотравно-дриадовыми (*Dryas punctata*) группировками с *Novosieversia glacialis*, иногда с заметным участием *Trisetum spicatum* или *Artemisia borealis*. На южных склонах увалов развиты разнотравно-дриадово (*Dryas punctata*)-ракомитриевые (*Racomitrium canescens*) сообщества (с *Novosieversia glacialis* и *Minnuartia macrocarpa*) с высоким (до 80 %) ОПП при покрытии цветковыми до 60, мхами — до 80 %. Для северных склонов характерны лишайниково-ракомитриевые сообщества. ОПП — 100 %, *Racomitrium canescens* покрывает около 80 % поверхности. Из лишайников здесь преобладают светлоокрашенные виды родов *Cladonia* и *Cetraria*. Низкие речные надпойменные террасы заняты разнотравно-пушице-

во-моховыми гигрофитными сообществами. Из цветковых в них доминируют *Alopecurus alpinus*, *Dupontia fisheri*, *Eriophorum medium* со значительным участием *Salix polaris*. Поймы в периодически заливаемой их части заселены разнотравно-злаково-моховыми сообществами. В них доминируют *Deschampsia borealis*, *Alopecurus alpinus*, *Poa alpigena* subsp. *alpigena*, *P. alpigena* subsp. *colpodea*, *Festuca viviparoidea*. В регулярно заливаемой части поймы развиты разнотравно-злаково-осоковые сообщества с заметным обилием *Salix reptans*. Из осок доминирует *Carex stans*, изредка встречается *C. saxatilis* subsp. *laxa*. Из злаков преобладают *Hierochloë pauciflora*, *Dupontia fisheri*, *Alopecurus alpinus*, *Deschampsia borealis*, из разнотравья — *Artemisia borealis* subsp. *borealis*, *A. tilesii*, обильно представлены виды рода *Saxifraga* (*S. cernua*, *S. foliolosa*, *S. hirculus*, *S. hieracifolia*). На бровках коренного берега р. Ленивой и морского берега в самых верхних частях приречных склонов и на склонах морской террасы велика роль разнотравья, особенно *Saxifraga hirculus*, *Minuartia macrocarpa*, *Potentilla hyparctica*. Склоны коренного берега р. Ленивой чаще всего эродированы. Верхние и средние их части покрыты растительностью на 50—70 %. Здесь, как правило, преобладают ивково (*Salix polaris*)-злаково-разнотравные сообщества с большим количеством *Minuartia macrocarpa*, *Saxifraga hirculus*, *Potentilla hyparctica*, *Papaver polare*, *Myosotis alpestris* subsp. *asiatica*. Ложбины между ярами заняты злаково-разнотравно-моховыми группировками, а разного рода западины, котловины, понижения и ложбины стока — разнотравно-пушицево-злаково-моховыми сообществами. На местах таяния снежников, которые очень редки здесь, в нивальных группировках распространены *Saxifraga hyperborea*, *S. cernua*, *S. tenuis*, *S. nivalis*, *Phippsia concinna*, *Stellaria ciliatosepala*, *Ranunculus sulphureus*, *Lulula nivalis* и др. На описанной территории *Dryas punctata*, *Salix reptans* и такие достаточно «южные» элементы: как *Polemonium boreale*, *Myosotis alpestris* subsp. *asiatica*, *Lloydia serotina*, *Koeleria asiatica*, *Artemisia borealis*, *A. tilesii*, *Polygonum viviparum*, а также представители семейства бобовых встречаются только в интразональных биотопах. В растительном покрове здесь большую роль играют *Saxifraga hirculus* и *Minuartia macrocarpa*, которые встречаются во всех без исключения биотопах, в зональных и интразональных сообществах.

В средней полосе (36—70 км от берега моря) дриада (*Dryas punctata*) уже входит в число доминантов плакорных сообществ, увеличивается роль *Salix reptans* в растительном покрове. В видовом составе плакорных сообществ участвуют *Parrya nudicaulis*, *Polemonium boreale*, *Valeriana capitata*, *Lloydia serotina*, *Pachypleurum alpinum*, *Senecio atropurpureus*, увеличивается роль *Saxifraga nelsoniana*. Реже, чем в первой полосе, и в меньшем обилии встречаются *Saxifraga hirculus* и *Minuartia macrocarpa*. В начале этой полосы (на расстоянии 36—45 км) правый берег р. Ленивой занят в большей своей части разного рода пятнистыми сообществами: ивнячково (*Salix reptans*)-дриадово (*Dryas punctata*)-осоково (*Carex arctisibirica*)-моховыми, разнотравно-дриадово-осоково моховыми (без *Salix reptans*) и злаково-разнотравно-осоково-моховыми. Пятна голого грунта разной величины чаще всего в виде медальонов, окруженные невысокой бровкой (иногда бровки отсутствуют), занимают от 10 до 30 % площади. Они разделены между собой канавками. ОПП — 70—90 %, ПП цветowymi — 40—50, мхами — 70—90, лишайниками — до 10 %. Из злаков преобладают *Poa alpigena* subsp. *alpigena*, *Alopecurus alpinus*, *Deschampsia borealis*, *Arctagrostis latifolia*; из разнотравья заметную роль еще играют *Potentilla hyparctica* subsp. *hyparctica*, *Minuartia arctica* и *Saxifraga hirculus*, а также *Cerastium beeringianum* subsp. *bialynickii* при участии *Saxifraga nelsoniana*, *Senecio atropurpureus*. Верхняя часть берегового склона к реке представляет собой каменистую грядку, лишенную растительности. Низкие участки водоразделов покрыты разно-

травно-кустарничково (*Salix polaris*, *S. reptans*, *Dryas punctata*)-злаково-осоково (*Carex arctisibirica*)-моховыми кочковатыми (кочки мха) тундрами с ОПП 100 %, ПП цветковыми — 80, мхами — 100, лишайниками — 2 %. Из злаков здесь преобладают *Poa alpigena* subsp. *alpigena*, *Alopecurus alpinus*, *Festuca rubra* subsp. *arctica*, *Arctagrostis latifolia*; из разнотравья — *Potentilla hyparctica* subsp. *hyparctica*, *Gastrolychnis affinis*, *Saxifraga nelsoniana*, *Senecio atropurpureus*. Из мхов доминируют *Aulacomnium turgidum*, *Hylocomium splendens* var. *alascanum*, *Drepanocladus uncinatus*, виды рода *Polytrichum*. Вершины невысоких холмов заняты разнотравно-дриадово (*Dryas punctata*)-ивковыми (*Salix polaris*) с *Novosieversia glacialis* мелкощепнистыми сообществами с пятнами голого грунта. ОПП растительностью — 70 %, цветковые покрывают 60 % поверхности, мхи и лишайники — по 20 %. Из злаков преобладают *Deschampsia borealis*, *Koeleria asiatica*, *Festuca rubra* subsp. *arctica*, *Poa alpigena* subsp. *colpodea*, *Calamagrostis holmii*, из разнотравья — *Papaver polare*, *Potentilla hyparctica* subsp. *hyparctica*, *Minuartia arctica*, *Artemisia borealis* subsp. *borealis*. Более высокие холмы с голым грунтом из мелкой гальки покрыты разнотравно-новосиверсиево-дриадовыми сообществами с заметным участием *Saussurea tilesii*, достаточное обилие имеют *Salix polaris*, *Luzula confusa*, *Minuartia arctica*, *Potentilla hyparctica* subsp. *hyparctica*, *Senecio atropurpureus*. ОПП растительностью здесь не превышает 40 %, ПП цветковыми — 25, мхами — 15, лишайниками — 10 %. Чем дальше на юг, тем заметнее участие в растительном покрове *Salix reptans* и *Dryas punctata* на плоских вершинах увалов, в верхних и средних частях склонов. Среди разнотравья увеличивается роль *Polemonium boreale*, *Saxifraga nelsoniana*, *Senecio atropurpureus*. На ровных участках водоразделов встречается *Valeriana capitata*. Сухая надпойменная терраса правого берега р. Ленивой занята лишайниково-разнотравно-дриадовыми (*Dryas punctata*) тундрами с ОПП — 95 %, голый грунт занимает 5 % поверхности, ПП цветковыми — 90 %, мхами — 20, лишайниками — 30 % (из них менее 5 % — накипные). Из разнотравья высокое обилие отмечено у *Novosieversia glacialis*, менее обильна *Minuartia arctica*, из других видов выделяются *Saussurea tilesii* и *Lloydia serotina*. Вдоль правого берега реки тянутся сопки, верхние части которых представляют собой каменные гряды, лишенные растительности. Склоны сопки сильно переувлажнены и заняты осоково (*Carex stans*)-моховыми кочковатыми тундрами. Левый берег р. Ленивой в начале этой полосы значительно ниже правого. Низкие речные террасы здесь заняты разнотравно-злаково-моховыми тундрами с *Salix reptans* и дриадово (*Dryas punctata*)-осоково (*Carex arctisibirica*)-моховыми с *Salix polaris*. ОПП последних — 100 %, ПП цветковыми — 50, мхами — 100, лишайниками — 5 %. Самые высокие ровные поверхности заняты разнотравно-ивково (*Salix polaris*)-дриадовыми (*Dryas punctata*) сообществами с заметным участием бобовых (в основном *Astragalus alpinus* subsp. *arcticus*, в меньшей степени с *Oxytropis nigrescens*). ОПП растительностью — 85 %. Голый песчаный грунт занимает 15 % поверхности, ПП цветковыми — 80, лишайниками — 5 %, мхи почти отсутствуют. Из разнотравья наибольшее обилие и покрытие имеет *Novosieversia glacialis*, менее обильны *Minuartia arctica*, *Potentilla hyparctica* subsp. *hyparctica*, *Saussurea tilesii*. Из злаков преобладают *Koeleria asiatica* и *Poa alpigena* subsp. *colpodea*. Растительность верхних частей пологих склонов с песчаным грунтом имеет мозаичную структуру в виде крупных пятен: на одних пятнах развиты *Potentilla hyparctica* subsp. *hyparctica*, *Salix reptans*, *Artemisia borealis* subsp. *borealis*, на других преобладают *Festuca viviparoidea*, *F. rubra* subsp. *arctica* и *Poa arctica* var. *arctica*, третьи представлены одним видом *Stellaria ciliatosepala*. ОПП — 60 %, остальное — голый или мало заросший мхами грунт. Цветковые покрывают 50 % поверхности, мхи — 10 %. Средние части

этих склонов заняты мохово-дюпонциево (*Dupontia fisheri*)-пушицево (*Eriophorum scheuchzeri*)-осоковыми (*Carex aquatilis* subsp. *stans*, *C. arctisibirica*) сообществами с ОПП — 80 % (цветковые — 60, мхи — 20). Остальные 20 % приходятся на голый песчаный грунт. Самые нижние части этих пологих склонов заняты группировками из *Festuca rubra* subsp. *arctica*, *Poa arctica* var. *vivipara*, *Alopecurus alpinus*, *Luzula confusa*, *Polygonum viviparum*, *Oxyria digyna*, *Artemisia borealis* subsp. *borealis*, *Saxifraga cernua*, *S. nivalis*, *S. tenuis*, иногда *S. oppositifolia* subsp. *oppositifolia*, *Armeria maritima*, *Myosotis asiatica*, *Minuartia arctica*, *Stellaria ciliatosepala*, *Papaver polare*. В пойме чаще всего встречаются *Artemisia borealis* subsp. *borealis*, *Artemisia tilesii*, местами много *Myosotis asiatica*, *Polemonium boreale*, *Salix reptans* (невысокая). Местами в пойме развиты *Equisetum arvense*, *Eriophorum scheuchzeri*, *Dupontia fisheri*. Первая надпойменная терраса занята в основном *Salix reptans* с примесью *Arctagrostis latifolia*, *Polygonum viviparum*, *Lloydia serotina* и мытников (*Pedicularis sudetica* subsp. *interioroides*, *P. hirsuta*). К югу левый берег становится высоким, сильно изрезан оврагами (распадками), выпуклые его части (яры) сильно эродированы и почти лишены растительности. Водораздел покрыт разнотравно-дриадово (*Dryas punctata*)-осоково (*Carex arctisibirica*)-моховыми пятнистыми сообществами. Пятна голого грунта размером от 10 × 20 до 30 × 70 см, окруженные невысоким валиком (бровкой), занимают 30 % поверхности. ОПП растительностью — 70 %. Цветковые покрывают 40 % поверхности, мхи — 50, лишайники — 10 (из них 5 % — кустистые). Из злаков распространена *Deschampsia borealis*, из разнотравья наиболее обильны *Novosieversia glacialis*, *Salix polaris*, *Saussurea tilesii*, *Artemisia borealis* subsp. *borealis*, менее развиты *Minuartia arctica*, *Saxifraga hirculus*. Иногда в таких сообществах присутствует *Saxifraga spinulosa*. В моховом покрове преобладает *Aulacomnium turgidum*, *Tomenthypnum nitens*, *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Drepanocladus uncinatus*, виды родов *Polytrichum*. Надпойменные террасы в этой части левого берега заняты злаково-разнотравно-дриадово (*Dryas punctata*)-осоково (*Carex arctisibirica*)-моховыми сообществами с участием бобовых (*Astragalus umbellatus*). ОПП растительностью — 95 %. Редкие пятна голого грунта занимают 5 % поверхности. ПП цветковыми — 60, мхами — 90, лишайниками — 5 %. Среди цветковых заметную роль играют *Salix polaris* и *Luzula confusa*. Из злаков наиболее обильны *Poa arctica* var. *arctica* и *Festuca rubra* subsp. *arctica*, из разнотравья — *Novosieversia glacialis*, менее обильны *Minuartia arctica* и *Lagotis glauca*.

В южной части обследованной территории (южнее 70 км) сухие части водоразделов заняты дриадово (*Dryas punctata*)-осоково (*Carex arctisibirica*)-моховыми пятнистыми и мелкобугорковыми тундрами с *Salix reptans*. Пятнистые занимают равнинные участки наиболее высоких уровней, мелкобугорковые тундры — пологие склоны. *Salix reptans* часто входит уже как содоминант в состав и тех и других. На самых высоких участках (верхние части высокого правого коренного берега р. Ленивой) еще достаточно заметна роль *Salix polaris*. В пятнистых тундрах пятна разных размеров от 20 × 30 до 60 × 30 см, в основном заросшие, окружены бровками (валиками), слабо возвышающимися над ними, и разделяются канавками глубиной 10—15 см. ОПП — чаще всего 85 %, в том числе 5 % покрывают накипные лишайники. Цветковые покрывают 70 % поверхности, мхи — 80, лишайники — 25 % (без накипных лишайников). Голый грунт в таких сообществах занимает не более 15 % поверхности. В составе этих сообществ заметную роль играет представитель бобовых *Astragalus umbellatus*. Из злаков здесь наиболее распространены *Poa alpigena* subsp. *alpigena*, *P. arctica* var. *arctica*, *Alopecurus alpinus*; из разнотравья — *Novosieversia glacialis*, *Parrya nudicaulis*, *Eutrema edwardsii*, *Minuar-*

tia macrocarpa, *Stellaria ciliatosepala*, *Androsace triflora*. Из других видов наиболее обильна *Luzula confusa*. Мелкобугорковые тундры широко распространены на территории выше впадения р. Непонятой (75—85 км). Бугорки здесь имеют разные размеры, чаще всего 10 × 10 см, иногда и более значительных размеров (40 × 50 см). Общее проективное покрытие растительностью — 100 %, ПП цветковых — 70—80 %. Мхи покрывают 100 % поверхности, лишайники — 10—20 %. Из злаков наибольшее обилие имеет *Poa arctica* var. *arctica*, из разнотравья — *Minuartia arctica*, *Saxifraga nelsoniana*, *Stellaria ciliatosepala*. В таких тундрах часто встречается *Saxifraga spinulosa*.

На ровных участках среднего уровня развиты двучленные комплексы. Сухие и выпуклые участки этих комплексов заняты ивнячково (*Salix reptans*)-дриадово (*Dryas punctata*)-осоково (*Carex arctisibirica*)-моховыми сообществами, в которых встречены куртины брусники значительных размеров (10 × 10 м) со спелыми красными ягодами и *Ranunculus nivalis* со зрелыми плодами в большом обилии. В понижениях этих комплексов развиты злаково-пушицево-осоково-моховые сообщества. Значительные пространства на водоразделе (70—75 км) занимают ровные участки более низкого уровня с повышенным увлажнением, на которых развиты кустарниково (*Salix reptans*)-злаково-дюпонтиево-моховые сообщества с *Dryas punctata* с ОПП — 100 %. Цветковые занимают здесь 80 % поверхности, мхи со 100 % покрытием имеют вид кочек, лишайники отсутствуют. Ровные участки самого низкого уровня заняты злаково-пушицево-осоково-моховыми болотами. Это еще не настоящие полигональные болота, так как валики здесь выражены фрагментарно, как отдельные сухие участки с *Salix reptans*, *Dryas punctata* и *Carex arctisibirica*. Настоящие полигональные болота начинаются в 90 км от берега моря. Крупный массив этих болот имеет протяженность до 10 км. Южнее на плакорах и на участках с небольшим уклоном (2—5°) еще более увеличивается роль *Salix reptans*. Сообщества на таких участках имеют сходство с ивняками. В 100 км от берега моря, начиная с места впадения р. Угрюмой, высокие увалы с конусовидными вершинами заняты щебнистыми тундрами, 30 % поверхности которых покрыты растительностью, 70 % занимает голый грунт (щебень средних размеров). Цветковые растут здесь пятнами и покрывают 20 % поверхности, мхи — 3, кустистые лишайники — 5, накипные — 2 %. Из цветковых преобладают *Dryas punctata*, *Novosieversia glacialis*, *Saxifraga spinulosa*, *S. nelsoniana*, *Salix polaris*, *Luzula confusa*, *Gastrolychnis affinis*, *Minuartia macrocarpa*, *M. arctica*, *Lloydia serotina*, *Senecio resedifolius* и представитель бобовых *Oxytropis nigrescens*. Из злаков наиболее распространены *Festuca rubra* subsp. *arctica*, *Poa arctica* var. *arctica*, *Deschampsia borealis*, *Hierochloë alpina*. Плоские вершины менее высоких увалов с супесчано-щебнистыми почвами покрыты разнотравно-лишайниково-мохово-дриадовыми сообществами. Крутые восточные склоны увалов заняты лишайниково-разнотравно-дриадово-ракомитриевыми сообществами с небольшим количеством пятен и ОПП — 85 % в верхних частях и 100 % (в том числе 5 % накипные лишайники) в средних частях, где ПП цветковых — 50, мхов — 60, лишайников — 40 %. Нижние части таких склонов лишены растительности. Склоны южной экспозиции (30—45°) заняты злаково-разнотравными группировками с заметным участием бобовых (*Astragalus umbellatus* и *A. alpinus* subsp. *arcticus*). Из злаков развиты *Festuca viviparoides*, *F. rubra* subsp. *arctica*, *Poa alpigena* subsp. *colpodea*, *P. arctica* var. *arctica*, *P. arctica* var. *vivipara*, *Deschampsia glauca*, *Koeleria asiatica*, *Trisetum spicatum*, из разнотравья обильны *Cerastium maximum*, *Polemonium boreale*, *Parrya nudicaulis*, *Pachypleurum alpinum*, *Myosotis asiatica*, *Androsace chamaejasme* subsp. *arctisibirica*, *A. triflora*, *Potentilla hyparctica* subsp. *hyparctica*, *Dryas punctata* (в верхних частях

склонов), *Papaver polare*, *Lloydia serotina*, *Erigeron eriocephalus*. Из ив преобладают *Salix reptans* и *S. arctica*. На мало задернованных участках в средних, нижних и эродированных частях склонов распространены *Deschampsia borealis*, *Phippsia algida*, *P. concinna*, *Saxifraga platysepala*, *S. oppositifolia* subsp. *oppositifolia*, *S. nivalis*, *S. cernua*, *S. hieracifolia*, *Arabis septentrionalis*, *Cardamine bellidifolia*, *Oxyria digyna*, *Minuartia rubella*, *Sagina intermedia*, *Ranunculus pygmaeus*, *R. gmelinii* (по водотокам), *R. nivalis*, *Saussurea tilesii*, *Artemisia borealis* subsp. *borealis* и др. Территория в 120—140 км к югу от берега моря характеризуется незначительным разнообразием элементов мезорельефа, небольшим набором местообитаний и однообразием растительного покрова. Наиболее часто и на большом протяжении здесь распространены злаково-осоково (*Carex stans*)-пушицево (*Eriophorum polystachion*)-кустарниково (*Salix reptans*)-моховые сообщества, которые занимают ровные участки невысокого уровня и участки с незначительным наклоном (1—3°). На склонах с большим углом наклона, но тоже очень пологих, *Salix reptans* значительно меньше, из цветковых здесь преобладают осока (*Carex stans*) и пушица (*Eriophorum polystachion*). Плоские участки самого низкого уровня заняты пушицево-осоково-моховыми болотами разной степени обводненности. Валики в таких болотах выражены фрагментарно, как отдельные сухие участки с большим количеством *Salix reptans*, *Dryas punctata*, *Carex arctisibirica*. Ровные участки средних уровней заняты дриадово (*Dryas punctata*)-осоково (*Carex arctisibirica*)-моховыми тундрами с мелкими пятнами в виде медальонов. Такие же сообщества только с крупными пятнами (размером от 50 × 60 см до 1.5 × 2.0 м) распространены на участках высокого уровня (плоских вершинах увалов) с суглинистыми почвами. В этих тундрах часто встречается *Saxifraga spinulosa*. Берега оз. Сожаления (предгорная долина Бырранга) представляют собой высокие увалы иногда с плоскими, иногда конусовидными вершинами. Плоские вершины заняты дриадово (*Dryas punctata*)-осоково (*Carex arctisibirica*)-моховыми пятнистыми тундрами с (*Salix reptans*). Пятна, в большей своей части заросшие, имеют вид медальонов разных размеров от 20 × 20 до 60 × 60 см, высоко поднимаются над канавками. Бровки часто выражены, но иногда отсутствуют. Голый грунт занимает 20 % площади. ОПП — 80 %: цветковыми — 60, мхами — 80, лишайниками — 20 (по 10 % — накипные и кустистые).

В растительном покрове охарактеризованной полосы уменьшается количество некоторых камнеломок, таких как *Saxifraga nivalis*, *S. tenuis*, *S. hirculus*. Однако еще встречается *Saxifraga serpyllifolia* subsp. *glutinosa*, появляется в большом обилии *S. nelsoniana*. На плакоры (на участках высокого уровня) выходит пятнами *Saxifraga spinulosa*. На таких участках наиболее обильны *Carex arctisibirica*, *Dryas punctata*, *Novosieversia glacialis*, *Luzula nivalis*, *L. confusa*, *Eriophorum polystachion*, появляются пятна из *Carex lachenalii*. В состав плакорных сообществ входят *Astragalus umbellatus*, *A. alpinus* subsp. *arcticus*, уменьшается количество *Alopecurus alpinus*. Встречаются часто участки типа ивнячковых комплексов (из *Salix reptans*), но они не имеют такой четкой полигональной структуры, как в более южных частях Таймырской тундры (в среднем течении р. Пясины в окрестностях поселков Тарея и Кресты). Здесь пятна из *Salix reptans* перемежаются с мочажинами из *Carex stans*, *Dupontia fisheri*, *Hierochloë pauciflora*, *Eriophorum scheuchzeri*. На песчаных берегах р. Ленивой много *Lloydia serotina*, *Ranunculus nivalis*, *Saxifraga oppositifolia* subsp. *oppositifolia*, *Myosotis asiatica*, а также *Astragalus umbellatus* и *A. alpinus* subsp. *arcticus*. Более подробные сведения получены о распространении некоторых метаарктических (*Cassiope tetragona*) и гипоарктических (*Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*) видов, которые могут рассматриваться как индикаторные для

характеристики подзональных особенностей данной территории. Самое северное в районе местонахождение *Cassiope tetragona* отмечено в 85 км от берега моря. Здесь она обнаружена в больших количествах в плакорных разнотравно-дриадово-осоково-моховых тундрах. С 85 по 90 км на таких участках она была встречена нами 7 раз, а также в долинах 2 ручьев и на их склонах. Южнее кассиопея обнаружена в верхних выпуклых частях восточных склонов на границе с плакором, на сухих выпуклых частях полигональных комплексов, на плоских увалах среди осоково-ракомитриевых и дриадово-моховых сообществ, где она покрывает около 80 % площади, на невысоких плоских буграх по берегу минерального озера и в ложбинах между этими буграми. В 130 км от берега моря она почти сплошь покрывает юго-западные склоны невысоких увалов и ложбины между ними, заходя частично на плакор. В 136 км кассиопея является уже содоминантом плакорных дриадово-осоково-моховых сообществ, а на щебнистых участках и на вершинах бугров среди камней образует кассиопейные тундры. Брусника, самое северное местонахождение которой в районе отмечено в 55 км от берега моря, в южной полосе обследованной территории найдена на расстоянии 80 км от берега моря на скалах среди камней во мху, а в 120 км — в ивняковых (из *Salix reptans*) сообществах и по берегам ручьев. В 127 км она уже входит в состав плакорных сообществ (пятнистых дриадово-осоково-моховых). Другие гипоарктические кустарнички на этой территории найдены не были. В отрогах Бырранга не была обнаружена также и *Betula nana*.

Видовое богатство флоры

Изученные флоры бассейна р. Ленивой оказались достаточно богатыми по своему видовому составу. Даже на самом мысу (в радиусе 5 км) флора насчитывает 127 видов цветковых растений.¹ Это на 30 видов больше, чем на той же широте (75°25' с. ш.) на восточном побережье Таймыра в бухте Марии Прончищевой, которая насчитывает 97 видов (Матвеева, 1979). В 10 км южнее берега моря в долине р. Ленивой были найдены еще 4 вида (в общем списке они включены во флору мыса Стерлегова), что составило 131 вид. Только два вида (*Nardosmia frigida* и *Pedicularis oederi*) из флоры бухты Марии Прончищевой не числятся во флоре Стерлегова. Последняя по числу видов близка другим конкретным флорам подзоны арктических тундр Таймыра, в частности флоре пос. Диксон (Матвеева, Заноха, 1997), расположенного на 2° южнее мыса Стерлегова, и флоре устья р. Нижней Таймыры — 76°12' с. ш. (устное сообщение М. В. Соколовой). Обе эти флоры насчитывают по 135 видов и подвидов каждая.

Из 7 изученных нами на широтном градиенте флор наиболее богатые по видовому составу оказались 3-я флора (75 км южнее берега моря) — 130 видов и 4-я (90 км в глубь материка) — 139 видов.² К ним по видовому богатству близка и флора мыса Стерлегова — 127 видов (в радиусе 5 км) и 131 вид (в радиусе 10 км). Последняя является одной из самых богатых, что, видимо, связано с переносом по р. Ленивой растений из более южных районов (*Equisetum arvense*, *Tripleurospermum hookeri*, *Polemonium boreale*, *Trisetum spicatum*, *Koeleria asiatica*), близостью моря и его влиянием, а также со значительным разнообразием биотопов в этой части побережья

¹ Все расчеты, касающиеся мыса Стерлегова, произведены от этой величины (см. Ходачек, Соколова, 1989).

² По данным Н. В. Матвеевой и Л. Л. Занохи (1997), конкретная флора в среднем течении р. Ленивой (устье р. Непонятной) составлена 111 видами цветковых растений.

Карского моря. Меньшее видовое богатство отмечено в 1-й (25 км южнее берега моря) и 2-й флорах (50 км) — 111 и 117 видов соответственно, расположенных в той части широтного градиента, где во флоре преобладает арктическая фракция (в том числе: арктические виды — а, арктоальпийские — аа, метарктические — ма), южные же элементы встречаются здесь еще в незначительном количестве. Еще менее богатыми оказались 5-я (126 км от берега моря) и 6-я (136 км южнее берега моря) флоры — 103 и 101 вид соответственно. Бедность этих наиболее южных флор связана с однообразием ландшафта и незначительным набором местообитаний в этой части бассейна р. Ленивой. Предгорья Бырранга служат естественным барьером для проникновения видов с более южных территорий. В то же время из северных районов некоторые виды сюда уже не доходят.³

Анализ мер сходства Симпсона (большей из двух мер включения — меньшей флоры в большую: отношение часть/целое) показали, что высокое сходство наблюдается между северными флорами: мыса Стерлегова и 1-й флорой, 1-й и 2-й, 2-й и 3-й (0.90—0.91). На этом же уровне оно сохраняется между 1-й и 4-й флорами. По мере удаления от берега моря сходство с флорой мыса Стерлегова уменьшается: уже со 2-й флорой мера сходства составляет 0.85, а с 3-й и 4-й — 0.79—0.81. Однако в 126 и 136 км от берега моря снова наблюдается возрастание сходства флор с мысом Стерлегова (с 5-й — 0.89, с 6-й — 0.91). Наибольшее сходство отмечено между флорами, расположенными в средней части широтного градиента (2-й и 4-й) — 0.93 и между южными флорами (4-й и 5-й, а также 4-й и 6-й — 0.96). Флора в 75 км имеет значительное сходство с южными: мера сходства 3-й и 5-й флор — 0.91; 3-й и 6-й — 0.93. Сравнение с флорой пос. Тарей показало, что наименьшее сходство с ней имеет флора мыса Стерлегова (0.81). Затем это сходство возрастает от 0.89—0.90 для 1-й и 2-й флор до 0.93 для 3-й и 6-й флор.

Таким образом, изучение мер сходства флор на широтном градиенте в бассейне р. Ленивой свидетельствует о том, что уже при удалении на 25 км в глубь материка флора приобретает значительное сходство с флорой подзоны типичных тундр в районе пос. Тарей, северных гипоарктических (Юрцев и др., 1978).

Таксономический анализ флоры

Флористический список бассейна р. Ленивой содержит 187 видов и подвидов, относящихся к 16 семействам и 72 родам (табл. 1).

В десятку ведущих семейств на разных отрезках широтного градиента входят 16 семейств, 7 из них входят постоянно (*Gramineae*, *Cruciferae*, *Compositae*, *Saxifragaceae*, *Cyperaceae*, *Ranunculaceae*, *Caryophyllaceae*). Виды, относящиеся к этим семействам, составляют 69—75 % конкретных флор бассейна р. Ленивой (в пос. Тарей — 58 %). Из них сем. *Gramineae* занимает 1-е место во всех изученных нами флорах (как и во флоре пос. Тарей). Виды этого семейства составляют 16—20 % флор (в Тарее — 11 %) (табл. 2).

2—4-е места (10—16 % флоры в зависимости от пункта сбора в бассейне р. Ленивой; в пос. Тарей — 6—9 %) разделяют *Cruciferae* (11—16 %, в Тарее — 9 %), *Saxifragaceae* (10—13 %, в Тарее — 6 %) и *Caryophyllaceae* (10—13 %, в Тарее — 9 %). 5—8-е места разделяют *Cyperaceae*, *Ranunculaceae*, *Compositae*. Виды каждого из этих семейств составляют 3—8 % изученных конкретных флор (в Тарее — 6—9 %).

³ Не исключен также некоторый недобор в связи со значительным удалением этих районов от берега моря (от Полярной станции) и труднодоступностью этих территорий.

ТАБЛИЦА I
Флора бассейна р. Ленивой

Виды	Конкретные флоры						
	С	1	2	3	4	5	6
<i>Equisetum arvense</i> L. subsp. <i>boreale</i> (Bong.) Tolm.	+	+	+	+	—	+	+
<i>Sparganium hyperboreum</i> Laest.	+	—	—	—	—	—	—
<i>Alopecurus alpinus</i> Smith	+	+	+	+	+	+	+
<i>Arctagrostis latifolia</i> (R. Br.) Griseb.	+	+	+	+	+	+	+
<i>A. arundinacea</i> (Trin.) Beal	—	—	—	—	—	—	+
<i>Arctophila fulva</i> (Trin.) Anderss.	—	+	+	+	+	+	+
<i>Bromus pumpellianus</i> Scribn. subsp. <i>pumpellianus</i>	—	—	—	+	+	—	—
<i>Calamagrostis holmii</i> Lange	+	+	+	+	+	+	+
<i>C. neglecta</i> (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb. ssp. <i>groenlandica</i> (Schränk) Matuszk.	—	—	—	+	—	—	—
<i>Deschampsia borealis</i> (Trautv.) Roshev.	+	+	+	+	+	+	+
<i>D. glauca</i> C. Hartm.	+	+	—	+	+	+	+
<i>D. brevifolia</i> R. Br.	+	—	—	—	—	—	—
<i>Dupontia fisheri</i> R. Br. subsp. <i>fisheri</i>	+	+	+	+	+	+	+
<i>Festuca brachyphylla</i> Schult. et Schult. fil.	+	+	+	+	+	+	+
<i>F. rubra</i> L. subsp. <i>arctica</i> (Hack.) Govor.	+	+	+	+	+	+	+
<i>F. viviparoidea</i> (L.) Smith	+	+	+	+	+	+	+
<i>Hierochloë alpina</i> (Sw.) Roem. et Schult.	+	+	+	+	+	+	+
<i>H. pauciflora</i> R. Br.	+	+	+	+	+	+	+
<i>Koeleria asiatica</i> Domin	+	—	+	+	+	—	+
<i>Phippsia algida</i> (Soland.) R. Br.	+	—	+	+	+	+	+
<i>P. concinna</i> (Th. Fries) Lindeb.	+	—	—	+	+	+	—
<i>Pleuropogon sabinii</i> R. Br.	+	+	+	+	+	+	+
<i>Poa alpigena</i> (Blytt) Lindm. subsp. <i>alpigena</i>	+	+	+	+	+	+	+
<i>Poa alpigena</i> subsp. <i>colpodea</i> (Th. Fries) Scholand.	+	+	+	+	+	+	+
<i>P. arctica</i> R. Br. var. <i>arctica</i>	+	+	+	+	+	+	+
<i>P. arctica</i> R. Br. var. <i>vivipara</i> Hook.	+	—	—	+	+	+	+
<i>P. tolmatchewii</i> Roshev.	—	—	—	—	+	+	—
<i>P. pseudoabbreviata</i> Roshev.	+	+	+	—	—	—	—
<i>P. paucispicula</i> Scribn. et Merr.	+	—	—	—	—	—	—
<i>P. glauca</i> Vahl	—	—	—	+	—	—	—
<i>Puccinellia angustata</i> (R. Br.) Rand et Redf.	+	—	+	—	+	—	—
<i>P. phryganodes</i> (Trin.) Scribn. et Merr.	+	—	—	—	—	—	—
<i>Trisetum spicatum</i> (L.) K. Richt.	+	+	+	—	+	+	—
<i>T. agrostideum</i> (Laest.) Fries	—	—	—	—	+	—	—
<i>Carex marina</i> Dew.	—	—	+	—	+	—	—
<i>C. ensifolia</i> (Turcz. ex Gorodk.) V. Krecz. subsp. <i>arctisibirica</i> Jurtz.	+	+	+	+	+	+	+
<i>C. saxatilis</i> L. subsp. <i>laxa</i> (Trautv.) Kalela	+	+	+	+	+	—	+
<i>C. aquatilis</i> L. subsp. <i>stans</i> (Drej.) Hult.	+	+	+	+	+	+	+
<i>C. lachenalii</i> Schkuhr	—	+	+	+	+	+	+
<i>C. subspathacea</i> Wormsk. ex Hornem.	+	—	—	—	—	—	—
<i>C. misandra</i> R. Br.	—	—	+	+	—	—	—
<i>Eriophorum medium</i> Anderss.	+	+	—	+	+	+	+
<i>E. polystachion</i> L.	+	+	+	+	+	+	+
<i>E. scheuchzeri</i> Hoppe	+	+	+	+	+	+	+
<i>E. russeolum</i> Fries	+	—	+	—	—	—	—
<i>E. brachyantherum</i> Trautv.	+	—	—	—	—	—	—
<i>E. vaginatum</i> L.	—	—	—	—	—	+	+
<i>Juncus biglumis</i> L.	+	+	+	+	+	+	—

ТАБЛИЦА 1 (продолжение)

Виды	Конкретные флоры						
	С	1	2	3	4	5	6
<i>Juncus triglumis</i> L.	—	—	—	—	+	—	—
<i>J. castaneus</i> Smith	—	+	—	—	—	—	—
<i>Luzula confusa</i> Lindeb.	+	+	+	+	+	+	+
<i>L. nivalis</i> (Laest.) Spreng.	+	+	+	+	+	+	+
<i>L. tundricola</i> Gorodk.	—	+	—	—	—	—	—
<i>Lloydia serotina</i> (L.) Reichenb.	+	+	+	+	+	+	+
<i>Salix arctica</i> Pall.	—	+	—	—	+	—	+
<i>S. lanata</i> L.	—	—	—	—	+	—	—
<i>S. nummularia</i> Anderss.	+	+	+	+	+	—	—
<i>S. polaris</i> Wahlenb.	+	+	+	+	+	+	+
<i>S. reptans</i> Rupr.	+	+	+	+	+	+	+
<i>Oxyria digyna</i> (L.) Hill.	+	+	+	+	+	+	+
<i>Polygonum viviparum</i> L.	+	+	+	+	+	+	+
<i>Rumex arcticus</i> Trautv. var. <i>arcticus</i>	+	—	+	+	+	+	+
<i>Cerastium arvense</i> L. var. <i>taimyrense</i> Tolm.	—	—	—	—	+	—	+
<i>C. beeringianum</i> Cham. et Schlecht. subsp. <i>beeringianum</i>	+	—	+	—	+	+	—
<i>C. beeringianum</i> Cham. et Schlecht. subsp. <i>bialynckii</i> Tolm.	+	+	+	+	+	+	+
<i>C. jenisejense</i> Hult.	+	+	+	+	+	+	+
<i>C. maximum</i> L.	—	—	—	+	+	—	—
<i>C. regelii</i> Ostenf. subsp. <i>regelii</i>	+	+	+	+	+	+	+
<i>Gastrolychnis affinis</i> (J. Vahl ex Fries) Tolm.	+	+	+	+	+	+	+
<i>G. angustiflora</i> Rupr. subsp. <i>tenella</i> (Tolm.) Tolm. et Kozhan.	+	+	+	+	+	+	+
<i>G. apetala</i> (L.) Tolm. et Kozhan.	+	+	+	+	+	+	+
<i>Minuartia arctica</i> (Stev. ex Ser.) Graebn.	+	+	+	+	+	+	+
<i>M. macrocarpa</i> (Pursh) Ostenf.	+	+	+	+	+	+	+
<i>M. rubella</i> (Wahlenb.) Hiern.	+	+	+	+	+	+	+
<i>Sagina intermedia</i> Fenzl	+	+	+	+	+	—	+
<i>Stellaria ciliatosepala</i> Trautv.	+	+	+	+	+	+	+
<i>S. edwardsii</i> R. Br.	+	+	+	+	+	+	+
<i>S. humifusa</i> Rottb.	+	—	—	—	—	—	—
<i>S. crassifolia</i> Ehrh.	+	—	—	—	—	—	—
<i>S. crassipes</i> Hult.	+	—	—	—	—	+	—
<i>Caltha arctica</i> R. Br. subsp. <i>arctica</i>	+	+	+	+	+	+	+
<i>Batrachium trichophyllum</i> (Chaix) van den Bosch subsp. <i>lutulentum</i> (Perrier et Song.) Janch. ex Petrovsky	+	+	—	—	—	—	—
<i>Oxygraphis glacialis</i> (Fisch.) Bunge	+	—	—	—	—	—	—
<i>Ranunculus gmelinii</i> DC.	+	+	+	—	+	+	—
<i>R. nivalis</i> L.	+	+	—	+	+	+	+
<i>R. pygmaeus</i> Wahlenb.	+	+	+	+	+	+	—
<i>R. sabinii</i> R. Br.	+	+	+	+	+	+	+
<i>R. sulphureus</i> C. J. Phipps	+	+	—	+	+	+	+
<i>R. hyperboreus</i> Rottb. subsp. <i>hyperboreus</i>	+	+	+	+	—	—	+
<i>R. hyperboreus</i> Rottb. subsp. <i>samojedorum</i> (Rupr.) Hult.	+	—	—	—	—	—	—
<i>Papaver polare</i> (Tolm.) Perf.	+	+	+	+	+	+	+
<i>P. pulvinatum</i> Tolm. subsp. <i>pulvinatum</i>	+	—	—	+	+	+	—
<i>P. lapponicum</i> (Tolm.) Nordh. subsp. <i>orientale</i> Tolm.	+	—	+	+	—	—	—
<i>P. angustifolium</i> Tolm.	+	—	—	—	—	—	—
<i>P. radiculatum</i> Rottb. subsp. <i>occidentale</i> Lundstr.	+	—	—	—	—	—	—
<i>P. radiculatum</i> Rottb. s. l.	+	—	—	—	—	—	—
<i>Alyssum obovatum</i> (C. A. Mey.) Turcz.	—	—	+	—	+	—	—
<i>Arabis septentrionalis</i> N. Busch	+	+	+	+	+	+	+

Виды	Конкретные флоры						
	С	1	2	3	4	5	6
<i>Braya purpurascens</i> (R. Br.) Bunge.	—	—	—	—	+	—	—
<i>Cardamine bellidifolia</i> L.	+	+	+	+	+	+	+
<i>C. pratensis</i> L. ssp. <i>angustifolia</i> (Hook.) O. E. Schulz	+	+	+	+	+	+	+
<i>Cochlearia arctica</i> Schlecht.	+	+	—	+	+	+	+
<i>C. groenlandica</i> L.	+	+	+	+	+	—	+
<i>Draba alpina</i> L.	+	+	+	+	+	—	+
<i>D. arctica</i> R. Br.	—	—	+	+	+	—	—
<i>D. taimyrensis</i> Tolm.	—	—	+	—	+	—	—
<i>D. glacialis</i> Adams	—	—	—	—	+	—	—
<i>D. macrocarpa</i> Adams	—	—	—	—	+	—	—
<i>D. oblongata</i> R. Br. ex DC.	+	+	+	+	+	+	—
<i>D. oblongata</i> R. Br. subsp. <i>minuta</i> Petrovsky	+	—	—	—	—	—	—
<i>D. pilosa</i> DC.	+	+	+	+	+	—	—
<i>D. pseudopilosa</i> Pohle	+	+	+	+	+	+	+
<i>D. fladnizensis</i> Wulf.	—	—	—	—	+	—	+
<i>D. pauciflora</i> R. Br.	+	+	+	+	+	+	+
<i>D. subcapitata</i> Simm.	+	+	+	+	+	+	—
<i>D. hirta</i> L.	—	+	+	+	—	+	+
<i>D. lactea</i> Adams	+	—	—	—	—	—	—
<i>D. groenlandica</i> Ekman	—	—	—	+	—	+	—
<i>D. parvisiliquosa</i> Tolm.	—	—	—	+	—	—	—
<i>Erysimum pallasii</i> (Pursh) Fern.	—	—	—	+	+	—	—
<i>Eutrema edwardsii</i> R. Br.	—	—	+	+	+	+	+
<i>Parrya nudicaulis</i> (L.) Regel	+	+	+	+	+	—	+
<i>Thlaspi cochleariforme</i> DC.	—	—	—	+	+	+	+
<i>Chrysosplenium alternifolium</i> L. subsp. <i>sibiricum</i> (Ser.) Hult.	+	+	+	+	+	+	+
<i>Saxifraga cespitosa</i> L.	+	+	+	+	+	+	+
<i>S. cernua</i> L.	+	+	+	+	+	+	+
<i>S. foliolosa</i> R. Br.	+	+	+	+	+	+	+
<i>S. hieracifolia</i> Waldst. et Kit.	+	+	+	+	+	+	+
<i>S. hirculus</i> L.	+	+	+	+	+	+	+
<i>S. hyperborea</i> R. Br.	+	+	+	+	+	+	+
<i>S. nelsoniana</i> D. Don	+	+	+	+	+	+	+
<i>S. nivalis</i> L.	+	+	+	+	+	+	+
<i>S. oppositifolia</i> L. subsp. <i>oppositifolia</i>	+	+	+	+	+	+	—
<i>S. platysepala</i> (Trautv.) Tolm.	+	—	—	—	—	—	—
<i>S. serpyllifolia</i> Pursh subsp. <i>glutinosa</i> (Sipl.) Ju. Kozh.	+	—	—	—	—	—	—
<i>S. spinulosa</i> Adams	+	+	+	+	+	—	—
<i>S. tenuis</i> (Wahlenb.) H. Smith	+	—	—	—	—	—	—
<i>S. flagellaris</i> Willd. ex Sternb. ssp. <i>setigera</i> (Pursh) Tolm.	+	+	—	—	—	—	—
<i>Rhodiola rosea</i> L. subsp. <i>rosea</i>	+	+	+	+	+	—	—
<i>R. borealis</i> L.	+	—	—	—	—	—	—
<i>Dryas punctata</i> Juz. subsp. <i>punctata</i>	+	+	+	+	+	+	+
<i>D. × vagans</i> Juz.	—	—	—	—	—	+	—
<i>D. incisa</i> Jurtz.	—	—	—	—	—	+	—
<i>Novosieversia glacialis</i> (Adams) F. Bolle	+	+	+	+	+	+	+
<i>Potentilla hyparctica</i> Malte subsp. <i>hyparctica</i>	+	+	+	+	+	+	—
<i>P. nivea</i> L. subsp. <i>mischkinii</i> (Juz.) Jurtz.	—	—	—	+	—	—	—
<i>Astragalus umbellatus</i> Bunge	+	+	+	+	+	—	+
<i>A. alpinus</i> L. subsp. <i>arcticus</i> Lindm.	—	+	+	+	+	—	+
<i>Oxytropis adamsiana</i> (Trautv.) Jurtz. subsp. <i>adamsiana</i>	—	—	+	+	+	—	—

ТАБЛИЦА 1 (продолжение)

Виды	Конкретные флоры						
	С	1	2	3	4	5	6
<i>O. middendorffii</i> Trautv. subsp. <i>middendorffii</i>	—	—	—	—	+	—	—
<i>O. nigrescens</i> (Pall.) Fisch.	—	+	+	+	+	—	+
<i>O. arctica</i> R. Br. subsp. <i>tainmyrensis</i> Jurtz.	—	+	—	—	—	—	—
<i>O. mertensiana</i> Turcz.	—	—	—	+	—	—	—
<i>O. tichomirovii</i> Jurtz.	—	+	+	—	—	—	—
<i>Cassiope tetragona</i> (L.) D. Don.	—	—	—	—	+	+	+
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L. subsp. <i>minus</i> Lodd.	—	—	+	+	+	+	+
<i>Chamerion latifolium</i> (L.) Holub	+	+	—	—	—	—	—
<i>Androsace chamaejasme</i> Wulfen subsp. <i>arctisibirica</i> Korobkov	—	+	+	+	+	—	—
<i>A. triflora</i> Adams	+	+	+	+	+	+	+
<i>Pachypleurum alpinum</i> Ledeb.	—	—	+	+	+	—	—
<i>Polemonium boreale</i> Adams	+	+	+	+	+	+	+
<i>Armeria maritima</i> (Miller) Willd.	—	+	+	+	+	—	—
<i>Eritrichium villosum</i> (Ledeb.) Bunge subsp. <i>pulvinatum</i> Petrovsky	+	—	—	+	+	+	+
<i>E. villosum</i> (Ledeb.) Bunge subsp. <i>villosum</i>	+	+	+	—	—	—	—
<i>Myosotis asiatica</i> Schischk. et Serg.	+	+	+	+	+	+	+
<i>Lagotis glauca</i> Gaertn.	+	+	+	+	+	+	+
<i>L. minor</i> (Willd.) Standl.	+	—	—	—	—	—	—
<i>Pedicularis amoena</i> Adams ex Stev.	—	—	—	+	+	—	—
<i>P. hirsuta</i> L.	+	+	+	+	+	+	+
<i>P. sudetica</i> Willd. subsp. <i>interioroides</i> Hult.	+	+	+	+	+	+	+
<i>P. sudetica</i> Willd. subsp. <i>albolabiata</i> Hult.	+	—	—	+	—	—	—
<i>P. sudetica</i> s. l.	+	—	—	—	—	—	—
<i>P. verticillata</i> L.	—	—	—	+	—	—	—
<i>Valeriana capitata</i> Pall. ex Link.	+	+	+	+	+	+	+
<i>Tripleurospermum hookerii</i> Sch. Bip.	+	—	—	—	—	—	—
<i>Artemisia borealis</i> Pall. subsp. <i>borealis</i>	+	+	+	+	+	—	—
<i>A. tilesii</i> Ledeb.	—	+	+	+	+	—	—
<i>Erigeron eriocephalus</i> J. Vahl	—	—	—	+	+	—	+
<i>Saussurea tilesii</i> (Ledeb.) Ledeb.	+	+	+	+	+	+	—
<i>Senecio atropurpureus</i> (Ledeb.) B. Fedtsch.	+	+	+	+	+	+	+
<i>S. resedifolius</i> Less.	—	—	+	+	+	+	+
<i>S. congestus</i> (R. Br.) DC.	—	—	+	+	—	—	—
<i>Nardosmia gmelinii</i> DC.	—	—	—	+	—	—	—
<i>Taraxacum arcticum</i> (Trautv.) Dahlst.	+	+	+	—	—	—	—
<i>T. ceratophorum</i> (Ledeb.) DC.	—	—	—	—	+	+	—
<i>T. macilentum</i> Dahlst.	—	—	—	—	+	—	—
<i>T. lateritium</i> Dahlst.	—	—	—	+	—	—	—

Примечание. С — флора мыса Стерлегова.

Из этих трех семейств *Cyperaceae* занимает 5—6-е места во всех флорах долины р. Ленивой (6—8 % флор), *Ranunculaceae* в более северных флорах (мыс Стерлегова и 1-я точка) — 5-е (7—8 %), а в более южных флорах — 6—8-е места (4—6 %), так же как и во флоре пос. Тарей. Представители сем. *Compositae* в средних на широтном градиенте флорах (2, 3, 4) занимают 5—6-е места (6—8 %); в самых северных (мыс Стерлегова, 1-я) и в самых южных флорах (5 и 6) — 7—9-е места (3—5 %). Три семейства *Scrophulariaceae* (3—5 %), *Rosaceae* (2—4 %), *Leguminosae* (1—4 %) занимают 8—14-е места. Последнее из них в самой север-

ТАБЛИЦА 2

Ведущие семейства во флорах бассейна р. Ленивой

Семейства	Флоры							
	С	1	2	3	4	5	6	Та
<i>Gramineae</i>	1/26	1/18	1/20	1/23	1/26	1/21	1/19	1/27
<i>Cruciferae</i>	3—4/14	3—4/12	2/16	2/18	2/22	2—4/13	4/12	2/22
<i>Saxifragaceae</i>	3—4/14	2/15	3/14	3/14	4/14	2—4/13	2—3/13	7/13
<i>Caryophyllaceae</i>	2/16	3—4/12	4/13	4/13	3/16	2—4/13	2—3/13	4/20
<i>Compositae</i>	7—8/5	7—9/5	6/7	5/10	5—6/8	7/5	7/3	5/18
<i>Cyperaceae</i>	6/9	6/7	5/9	6/8	5—6/8	5/7	5/8	3/21
<i>Ranunculaceae</i>	5/10	5/8	7/5	7—8/6	7/6	6/6	6/5	6/15
<i>Scrophulariaceae</i>	9/4	11—12/3	9—13/3	7—8/6	10—11/4	9—11/3	7—13/3	8/10
<i>Leguminosae</i>	15—23/1	7—9/5	8/4	9/5	8—9/5	—	7—13/3	10—11/8
<i>Rosaceae</i>	10—14/3	11—12/3	9—13/3	10/4	12—13/3	8/4	7—13/3	10—11/8
<i>Juncaceae</i>	10—14/3	7—9/5	9—13/3	11—14/3	10—11/4	9—11/3	7—13/3	13/6
<i>Salicaceae</i>	10—14/3	10/4	9—13/3	11—14/3	8—9/5	12—14/2	7—13/3	12/7
<i>Polygonaceae</i>	10—14/3	13—15/2	9—13/3	11—14/3	12—13/3	9—11/3	7—13/3	9/9
<i>Papaveraceae</i>	7—8/5	16—23/1	14—16/2	11—14/3	14—16/2	12—14/2	15—22/1	14—18/3
<i>Primulaceae</i>	15—23/1	13—15/2	14—16/2	15—16/2	14—16/2	15—20/1	15—22/1	14—18/3
<i>Boraginaceae</i>	10—14/3	13—15/2	14—16/2	14—16/2	14—16/2	12—14/2	14/2	14—18/3

Примечание. В числителе — место среди других семейств, в знаменателе — число видов данного семейства во флоре. С — флора мыса Стерлегова. Та — флора пос. Тарая.

ной флоре (мыс Стерлегова) не входит в десятку ведущих семейств (15—23 места). Его представители здесь составляют лишь 1 % всей флоры мыса.

Одно-двувидовые семейства составляют 20—25 % всех семейств (в зависимости от пункта сбора по р. Ленивой), в Тарее — 37 %. 2 рода имеют в своем составе 14—15 видов (роды *Draba* и *Saxifraga*); 10 родов содержат по 5—8 видов, среди них 5 родов имеют 6—8 видов (*Poa* — 8, *Ranunculus* и *Carex* по 7 видов, *Papaver*, *Cerastium*, *Oxytropis* по 6); 4 рода (*Salix*, *Stellaria*, *Pedicularis*, *Taraxacum*) имеют в своем составе по 5 видов.

Соотношение географических элементов

Широтные (зональные) элементы флоры. Во всех изученных на широтном градиенте флорах резко преобладает арктическая (криофитная) фракция (арктические, арктоальпийские, метаарктические виды), которая составляет 82—86 % всей флоры (табл. 3). В арктической фракции наиболее богато представлены арктоальпийские и метаарктические виды, в совокупности составляющие 70—77 % в каждой флоре. Наибольшее число видов — представителей этих элементов отмечено в 3-й (75 км от берега моря) — 98 видов и в 4-й точках (90 км от берега моря) — 102 вида, наименьшее их число — в самых южных точках широтного градиента: 5-й (123 км в глубь побережья) — 77 видов и 6-й (136 км) — 74 вида. Гипоарктическая фракция (гемикриофитная) составляет от 7 % (мыс Стерлегова) до 11 % (в 6-й точке) флоры, т. е. содержит 9—11 видов в каждой флоре. Почти столько же видов содержит и бореальная фракция (7—10), что составляет 6—8 % флоры. Во флоре Тарее отмечено почти равное количество гипоарктических и бореальных видов (32 и 31 соответственно), что составляет 14 % флоры.

ТАБЛИЦА 3

Соотношение широтных и долготных элементов во флорах бассейна р. Леновой

Флоры	Широтные фракции (и элементы)			Долготные фракции				
	арктическая (криофитная) фракция, элементы			гипоаркти- ческая	бореальная (включая аркто- бореальные виды)	широкую распространен- ную не цир- кумполярная	восточная	западная
	арктическая			метаарктическая				
	арктическая	арктоальпийская	метаарктическая					
С	20/15.8	42/33.1	46/36.2	9/7.1	10/7.8	73/57.5	31/24.4	3/2.4
1	9/8.1	44/39.6	42/37.8	9/8.2	7/6.3	63/56.8	32/28.8	2/1.8
2	12/10.2	45/38.5	43/36.8	10/8.5	7/6.0	61/52.1	39/33.3	1/0.8
3	14/10.8	47/36.1	51/39.2	10/7.7	8/6.2	66/50.8	45/34.6	1/0.8
4	17/12.2	51/36.7	51/36.7	10/7.2	10/7.2	74/53.2	43/30.9	3/2.2
5	9/8.7	38/36.9	39/37.9	10/9.7	7/6.8	60/58.2	27/26.2	1/1.0
6	9/9.0	38/37.6	36/35.6	11/10.9	7/6.9	61/60.4	26/25.7	1/1.0
Та	16/7.2	73/32.9	70/31.5	32/14.4	31/14.0	105/47.3	73/32.9	3/1.4

Примечание. В числителе — абсолютное число видов в локальной флоре, в знаменателе — доля данной фракции для криофитного элемента в процентах от общего числа видов, С — флора мыса Стерлегова, Та — флора пос. Тарей.

Анализ сходства по соотношению широтных элементов показал, что уровень сходства флор по доле арктической фракции очень высок (близкий к 1.0): от 0.96 между С и 6-й, 1-й и 6-й, 3-й и 6-й, 4-й и 6-й флорами, до 1.0 между 1-й и 2-й; между другими флорами — 0.98—0.99 (табл. 4). Сходство с флорой Та на уровне от 0.83 (между 3-й флорой и Та) — 0.87 (между 6-й и Та), остальные флоры имеют с Тареей уровень сходства 0.84—0.86. Уровень сходства по доле гипоарктической фракции несколько ниже, чем по арктической. К мысу Стерлегова по этому признаку наиболее близки 4-я (0.99) и 3-я (0.92) флоры: а также 1-я и 2-я флоры (0.83—0.87). Высокий уровень сходства по гипоарктической фракции выявлен между 1-й и 2-й, 1-й и 3-й, 3-й и 4-й — 0.94—0.96, а также между 2-й и 3-й, 1-й и 4-й (0.88), 1-й и 5-й (0.85), 2-й и 4-й, 2-й и 5-й, 5-й и 6-й — 0.85—0.89. С флорой пос. Тарей по этой фракции (га) наибольшее сходство имеют 6-я (0.76) и 5-я (0.67) флоры, остальные — 0.49 (мыс Стерлегова) — 0.59 (2-я). Достаточно высокий уровень сходства между изученными флорами обнаружен и по доле бореальной фракции. Наибольшие его величины (0.94—0.99) отмечены между 1-й и 2-й, 1-й и 3-й, 2-й и 3-й, 3-й и 5-й, 4-й и 5-й, 4-й и 6-й, 5-й и 6-й флорами. Сходство на уровне 0.86—0.93 характерно для С и 5-й, С и 6-й, 1-й и 4-й, 1-й и 5-й, 1-й и 6-й, 3-й и 4-й, 3-й и 6-й, 2-й и 5-й, 2-й и 6-й. Уровень сходства с Тареей по доле бореальной фракции колеблется от 0.43—0.45 (1-й, 2-й и 3-й флорами) до 0.49—0.56 (с флорами С, 4-й, 5-й и 6-й).

ТАБЛИЦА 4

Соотношение основных термоклиматических элементов во флорах бассейна р. Ленивой

Конкретная флора	Число криофитов	Доля криофитов, в %	Число гемикриофитов	Доля гемикриофитов, в %	Число некриофитов	Доля некриофитов, в %	Отношение доли криофитов к доле некриофитов
С	108	85.1	9	7.1	10	7.8	10.9
1	95	85.5	9	8.2	7	6.3	13.6
2	100	85.5	10	8.6	7	6.0	14.25
3	112	86.1	10	7.7	8	6.2	13.9
5	86	83.5	10	9.7	7	6.8	12.3
6	83	82.2	11	10.9	7	6.9	11.9
Та	159	71.6	32	14.4	31	14.0	5.1

Примечание. С — флора мыса Стерлегова, Та — флора пос. Тарей.

Долготные элементы флоры. Основу всех флор (47—60 %) составляют циркумполярные виды (табл. 3). Во всех флорах заметное место занимает «восточный элемент» флоры (24—33 %); широко распространенные виды равновесной группы составляют 12—17 % изученных флор. «Западные» и «среднесибирские» элементы играют незначительную роль — не более 2.5 %. Уровень сходства по соотношению долготных элементов тоже высокий — 95—99 %. Наиболее близки по данному признаку самые северные (мыс Стерлегова и точка в 25 км от берега моря) и самые бедные по видовому составу флоры (в 123 и 136 км от берега), так как их основу составляют циркумполярные виды, а также самые богатые по видовому составу (50, 75, 90 км) и самые южные (123 и 136 км), в которых заметное участие принимают и другие элементы флоры.

Все изученные флоры относятся к высококриофитным. Доля криофитов составляет в них 72—86 % (табл. 4).

Обсуждение результатов

Ботанико-географическое обследование северо-западного побережья Таймыра в бассейне р. Ленивой показало, что данная территория имеет все черты, характерные для подзоны арктических тундр (по терминологии Б. Н. Городкова, 1916), что соответствует подобласти арктических тундр тундровой области (Александрова, 1977). Главные из них: широкое распространение на плакорах сообществ с пятнами голого грунта (пятнистых тундр), а в малоснежных местообитаниях — сильно оголенных полигональных тундр; преобладание в растительном покрове представителей родов *Luzula*, *Alopecurus*, *Saxifraga*, *Draba*, кустарничковых ив (*Salix polaris*), высоко арктических видов (*Puccinellia angustata*, *Draba subcapitata*, *D. oblongata*, *Ranunculus sabinii* и др.); незначительная роль в видовом разнообразии гипоарктических кустарничков; отсутствие в составе сообществ *Betula nana*; отсутствие на данной территории (за исключением самой южной ее части) зарослей кустарников, пойменных лугов, нивальных луговин. Самым наглядным из этих признаков Александрова (1977) называет отсутствие зарослей кустарников. Основным диагностическим признаком, отличающим арктические тундры от более южных субарктических, она считает полное отсутствие карликовой березки (*Betula nana*) в составе сообществ.

Самая северная полоса из 3 выделенных нами на данной территории шириной 35 км соответствует северной полосе арктических тундр (Александрова, 1977). Основные критерии отнесения данной территории к этой полосе: значительное участие в плакорных сообществах кустарничковой ивki *Salix polaris* и отсутствие в них гемипростратных кустарниковых ив (*Salix reptans* и др.), которые изредка встречаются только в интразональных биотопах; увеличение роли в растительном покрове *Saxifraga hirculus*, *Minuartia arctica*, *M. macrocarpa*, развитых во всех без исключения биотопах, в зональных и интразональных сообществах (в таком обилии эти виды не встречаются ни в более южных районах тундровой зоны — в типичных тундрах, ни севернее — в высокоарктических тундрах (Юрцев и др., 1978) или полярных пустынях; в понимании Александровой, 1977); широкое распространение полигональных тундр в малозаснеженных местообитаниях; отсутствие плоскобугристых болот и преобладание травяно-гипновых.

Полоса на расстоянии 36—70 км от берега моря может рассматриваться как переходная между северной и южной. Южная полоса, которая начинается в 70 км от берега Карского моря, имеет большое сходство с подзоной типичных тундр, описанной на Западном Таймыре в районе пос. Тарей (Матвеева и др., 1973), что соответствует северной полосе субарктических тундр в понимании Александровой (1977) и северным гипоарктическим тундрам по терминологии Юрцева и др. (1978). В пользу этого говорит видовой состав плакорных и интразональных сообществ, особенно их доминантов (*Carex arctisibirica*, *Dryas punctata*); присутствие в зональных сообществах видов, распространенных в растительном покрове типичных тундр (в первую очередь представителей сем. *Leguminosae*: *Astragalus alpinus* subsp. *arcticus*, *Oxytropis adamsiana* subsp. *adamsiana*, *O. middendorffii* subsp. *middendorffii*, *O. nigrescens*, *O. arctica* subsp. *taimyrensis*, *O. mertensiana*, *O. tichomirovii*, а также таких видов, как *Pachypleurum alpinum*, *Saxifraga spinulosa*, *Carex lachenalii*, *Trisetum spicatum*, *Koeleria asiatica*); увеличение роли в растительном покрове кустарниковых ив (*Salix reptans*, *S. arctica*, *S. lanata*) и присутствие некоторых метаарктических (*Cassiope tetragona*) и гипоарктических кустарничков (*Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*) как в составе плакорных, так и интразональных сообществ; уменьшение роли представителей рода *Luzula* и видов, характерных для более северных районов подзоны арктических тундр (*Alopecurus alpinus*, *Saxifraga hirculus*, *Minuartia macrocarpa*, *M. arctica* и др.).

Приведенное деление данной территории подтверждается также результатами флористического анализа. Анализ мер сходства Симпсона показал, что при удалении уже на 25 км в глубь материка флоры бассейна р. Ленивой начинают приобретать значительное сходство с флорой подзоны типичных тундр (северных гипоарктических), в частности с флорой пос. Тарей и что наименьшее сходство с этой флорой имеет самая северная флора (мыс Стерлегова). Данные таксономического анализа свидетельствуют о повышении роли сем. *Compositae* в более южных флорах (5—7-е места) по сравнению с северными (7—9-е места), что тоже их сближает с флорой пос. Тарей (5-е место). Анализ географических элементов выявил уменьшение доли криофитов в изученных южных флорах (82—84 %) по сравнению с более северными (85—86 %) и увеличение абсолютного числа криофитов в северных флорах (95—108 видов) по сравнению с южными (83—86 видов) — закономерность, характерную для всей группы арктических подзон Российской Арктики (Юрцев и др., 2001, 2002). Доля циркумполярных видов в исследованных флорах особенно в 50, 75 и 90 км от берега моря (50—53 % флоры) также отражает близость этих флор бассейна р. Ленивой с флорой пос. Тарей, в которой циркумполярные виды составляют 47 %. Именно «доля циркумполярных видов, как правило,

служит зональной (подзональной) характеристикой локальных флор, в норме возрастающей к северу...» (Юрцев и др., 2001). Однако карликовая березка (*Betula nana*), присутствие которой в составе сообществ считается первостепенным диагностическим признаком для отнесения территории к подзоне типичных тундр — подобласти субарктических тундр тундровой области (Александрова, 1977), в этой полосе не найдена даже в отрогах гор Бырранга.

Заключение

Выявленные в результате обследования северо-западного побережья Таймырского полуострова закономерности изменения растительного покрова с севера на юг в бассейне р. Ленивой и особенности флоры позволяют выделить на данной территории, относящейся к подзоне арктических тундр, четко выраженные две полосы: северную и южную, а также полосу, переходную между ними. Изучение этих закономерностей показало, что несмотря на сходство флоры южной полосы, которая начинается в 70 км от берега моря, с флорой подзоны типичных тундр в районе пос. Тарей, северные гипоарктические тундры (в понимании Юрцева, 1966) в районе исследования расположены несколько южнее (видимо с южной стороны гор Бырранга). Об этом свидетельствует полное отсутствие таких гемипростратных гипоарктических кустарников как *Betula nana*, *B. exilis* и др., а также многих гипоарктических кустарничков (*Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, *Ledum decumbens*, *Andromeda polifolia*, *Empetrum subholarcticum*, *Arctous alpina* и др.) даже в отрогах гор, которые в данном районе, видимо, являются естественным рубежом между арктическими и типичными тундрами (северными гипоарктическими). Охарактеризованная выше полоса отвечает больше представлению о южном варианте подзоны арктических тундр (Yurtsev, 1994), выделяемой нередко в самостоятельную подзону южных арктических тундр (Александрова, 1977) или зону средних арктических тундр (Elvebakk, 1999).

Благодарности

Авторы благодарны Б. А. Юрцеву за многочисленные консультации и помощь при определении гербария и В. В. Петровскому за помощь в определении некоторых критических групп видов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александрова В. Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л., 1977. 187 с.
- Аникеев Н. П., Виттенбург В. П., Гест Б. И. Геология и полезные ископаемые северо-западной части Таймырского полуострова // Тр. Горно-геол. управл. Севморпути при СНК СССР. Л.; М., 1941. Т. 12. 136 с.
- Арктическая флора СССР. М.; Л., 1960—1987. Т. 1—10.
- Городков Б. Н. Опыт деления Западно-Сибирской низменности на ботанико-географические области // Ежегодн. Тобольск. губ. музея. Тобольск, 1916. 27 с.
- Матвеева Н. В. Флора и растительность окрестностей бухты Марии Прончищевой // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., 1979. С. 78—109.
- Матвеева Н. В., Заноха Л. Л. Флора сосудистых растений северо-западной части полуострова Таймыр // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 12. С. 1—19.
- Матвеева Н. В., Полозова Т. Г., Благодатских Л. С., Дорогостайская Е. В. Краткий очерк растительности окрестностей Таймырского биогеоценологического стационара // Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1973. Вып. 2. С. 7—49.

Полозова Т. Г., Тихомиров Б. А. Сосудистые растения района Таймырского стационара (правобережье Пясины близ Тарей, Западный Таймыр) // Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1971. С. 161—183.

Сафронова И. Н., Соколова М. В. Сравнительная характеристика четырех конкретных флор гор Бырранга (Таймыр) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 5. С. 718—731.

Сёмкин Б. И. Дескриптивные множества и их применение // Исследование систем. I. Анализ сложных систем. Владивосток, 1973. С. 83—94.

Соколова М. В. Опыт количественного сравнения 8 конкретных флор Таймыра // Бот. журн. 1984а. Т. 69. № 2. С. 211—217.

Соколова М. В. Количественное сравнение 8 конкретных флор Таймыра по их таксономической структуре (Арктическая Средняя Сибирь) // Бот. журн. 1984б. Т. 69. № 6. С. 840—849.

Соколова М. В. Сравнение географической структуры конкретных флор Таймыра из тундровой зоны (Арктическая Средняя Сибирь) // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 9. С. 1224—1232.

Тихомиров Б. А. К характеристике флоры западного побережья Таймыра // Петрозаводск, 1948. 84 с.

Толмачев А. И. К методике сравнительно-флористических исследований. Понятие о флоре в сравнительной флористике // Журн. русск. бот. об-ва. 1931. Т. 16. № 1. С. 111—124.

Урванцев Н. Н. Таймырская геологическая экспедиция 1929 г. // Тр. Горно-геол. упр. Л., 1931. Вып. 65. 43 с.

Ходачек Е. А., Соколова М. В. Флора северо-западного побережья Таймыра (мыс Стерлегова) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 9. С. 1267—1278.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Шулягин О. Г. Метаморфическая зональность протерозойских отложений Центрального Таймыра: Автореф. ... дис. канд. геол.-минерал. наук. Л., 1975. 20 с.

Юрцев Б. А. Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры // Комаровские чтения. М.; Л., 1966. Вып. 19. 94 с.

Юрцев Б. А. Некоторые тенденции развития метода конкретных флор // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 1. С. 69—83.

Юрцев Б. А. Распределение криофитов (К) во флорах Чукотской тундры (Ч) // IX симпозиум биол. пробл. Севера. Сыктывкар, 1981. Ч. 1. С. 50.

Юрцев Б. А. Флора как природная система // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87. Вып. 4. С. 3—32.

Юрцев Б. А., Звегов А. А., Катенин А. Е. и др. Градиенты таксономических параметров локальных и региональных флор Азиатской Арктики (в сети пунктов мониторинга биоразнообразия) // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 6. С. 1—28.

Юрцев Б. А., Катенин А. Е., Королева Т. М. и др. Опыт создания сети пунктов мониторинга биоразнообразия Азиатской Арктики на уровне локальных флор: зональные тренды // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 9. С. 1—27.

Юрцев Б. А., Сёмкин Б. И. Изучение конкретных и парциальных флор с помощью математических методов // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 12. С. 1706—1718.

Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В. Флористическое ограничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область. Л., 1978. С. 9—104.

Elvebakk A. Bioclimatic delimitation and subdivision of the Arctic // The species concept in the High North — a Panarctic flora initiative / Ed. by I. Nordal and V. Yu. Razzhivin. Norweg. Acad. sci. and let. Oslo, 1999. P. 81—112.

Yurtsev B. A. Floristic division of the Arctic // J. Veget. Sci. 1994. Vol. 5. N 6. P. 765—776.

SUMMARY

The results of phytogeographical and floristic survey of a part of the Lenivaya River valley (Taimyr Peninsula, Central-Siberian Arctic). The studied area stretches for 150 km from the Kara Sea in the north to the northern foothills of the Western Byrranga Mts in the south. 7 local floras were studied to compose a check-list of vascular plants of the studied area, including 189 species and subspecies, with annotations on their localities. An outline of the plant cover is given, and changes in the species composition of zonal plant communities from north to south are traced. Both absolute and relative measures of floristic similarity are calculated for different characters of the flora. The studied floras rare also compared to the natural flora of Tareya settlement surroundings (the subzone of the Taimyr northern hypoaerctic tundras). The similar methods were used in our earlier papers for the purpose of quantitative comparisons of the natural floras of Taimyr landscapes (Sokolova, 1984, 1985; Khodachek, Sokolova, 1989; Safronova, Sokolova, 1989).

УДК 630.182.2

© Н. С. Иванова

**ТЕНДЕНЦИИ ТРАНСФОРМАЦИИ НИЖНИХ ЯРУСОВ
ГОРНЫХ ТЕМНОХВОЙНЫХ ЛЕСОВ ЮЖНОГО УРАЛА**N. S. IVANOVA. TRENDS OF UNDERGROWTH TRANSFORMATION
IN MOUNTAIN DARK-CONIFEROUS FORESTS OF THE SOUTHERN URALSБотанический сад УрО РАН, Лесной отдел
620134 Екатеринбург, Билимбаевская, 32а
E-mail: ins@emax.ru
Поступила 01.04.2003

Приведены результаты изучения нижних ярусов горных темнохвойных лесов Южного Урала (8 пробных площадей площадью по 0.5 га). Рассмотрены близкие к коренным (субкоренные) темнохвойные леса, а также антропогенные (производные) ельники и пихтарники, возникшие после сплошных рубок и пожаров. Проанализировано изменение биоразнообразия, проективного покрытия, продуктивности, синузальной структуры травяно-кустарничкового яруса под пологом антропогенных (послерубочных и послепожарных) темнохвойных лесов по сравнению с субкоренными ельниками. Выявлены критерии для оценки общего уровня трансформации темнохвойных лесов изучаемого региона.

Ключевые слова: темнохвойные леса, антропогенная трансформация, методы оценки.

В настоящее время в лесоведении и фитоценологии проблемам динамики растительности уделяется значительное внимание (Василевич, 1993). Центральное место занимает изучение динамики лесных сообществ. Этому вопросу посвящены многочисленные исследования в различных странах и регионах (Смолоногов, 1959; Дыренков, 1984; Смолоногов, Шихов, 1987; Василевич, 1993; Громцев, 2002; Siren, 1955; Franklin, Hemstrom, 1981; Finegan, 1984; Forster, 1988a, b; Uuttera et al., 2000; Svensson, Jeglum, 2001). Отмечаются резкое сокращение площади коренных лесов на всех континентах, ухудшение их состояния, замена производными растительными сообществами. Особо актуальной становится проблема разработки объективных методов оценки изменений, происходящих в лесах (Горчаковский, 1984). Несмотря на обилие публикаций по данной теме (Василевич, 1969; Фильрозе, 1978; Горчаковский, 1984; Ипагов, 1990; Нешатаев, 2001; Peet, 1974; Ter Braak, 1986; Okland, 1990, 1999; Gentry, 1997; Pitkanen, 1998; Noss, 1999), не существует разработанной системы диагностических признаков для оценки трансформации естественных экосистем (Горчаковский, 1984). Необходима дальнейшая разработка теоретических и методических основ изучения структуры лесов и протекающих в них процессов на основе детальных количественных исследований.

Целью данной статьи является оценка степени нарушенности подчиненных ярусов темнохвойных лесов дренированных местоположений в западных низкогорьях Южного Урала, выявление тенденций их динамики и обсуждение некоторых критериев для оценки уровня трансформации темнохвойных лесов изучаемого региона.

На Южном Урале промышленная эксплуатация лесов ведется более 250 лет, в результате коренные темнохвойные леса на огромных площадях сменились про-

изводными березняками, осинниками и сосняками. Анализ структуры лесного фонда западных низкогорий Южного Урала, проведенный Г. В. Андреевым (1998) для Катав-Ивановского лесхоза, показал, что сильнее пострадали от рубок наиболее продуктивные и одновременно наиболее доступные участки нижних частей дренированных склонов. В этих условиях темнохвойные леса сохранились только на 12 % площадей. Но эти темнохвойные леса неоднородны по своей структуре. Большинство из них подвергались рубкам, пожарам, выпасу. Сведения о структуре и степени нарушенности таких лесов отсутствуют. В литературных источниках можно найти лишь схематические описания растительных сообществ данного региона (Тюлина, 1931; Соколова, 1951; Котов, 1959; Левицкий, Письмеров, 1962, 1963; Горчаковский, 1968, 1975; Колесников, 1969; Фильрозе, Гладушко, 1981). Но ни в одной из этих публикаций не приводятся полные списки видов растений, что затрудняет определение синтаксономического статуса растительных сообществ, не позволяет выявить и оценить масштаб происшедших изменений. Ранее мы приводили описание древостоя и нижних ярусов темнохвойных лесов данного региона, но ограничились рассмотрением лишь наименее нарушенных, субкоренных ельников (Иванова, 2000, 2001), из производных растительных сообществ нами были рассмотрены мелколиственные леса (Иванова, 2000, 2001). Полные списки видов (с указанием обилия и фитомассы) публикуются впервые.

Материал и методика

Исследования проводили (1991—1996 гг.) на территории лесов Катав-Ивановского лесхоза Челябинской обл., которые типичны для западных низкогорий Южного Урала: Уральская лесная обл., Юрюзанско-Верхнеайская провинция горных южнотаежных и смешанных лесов (Колесников, 1969). В избранном регионе достаточно представлены близкие к коренным (субкоренные) темнохвойные леса и разнообразные производные сообщества, хорошо отражающие экологические последствия сплошных рубок и других форм хозяйственного воздействия на леса.

Климат района исследований умеренно холодный, достаточно влажный. Среднегодовая температура по многолетним данным метеостанции «Катаев-Ивановская» (Метеорологический..., 1975—1994) составляет +2.1, января — около –12.5. Средняя температура за май, июнь, июль — +14.4 °С. Средняя продолжительность безморозного периода — 120 дней. Годовое количество осадков составляет в среднем 580—680 мм.

Для изучения структуры растительности темнохвойных лесов нами заложено 8 пробных площадей (пр. пл.) площадью 0.5 га в преобладающих лесорастительных условиях: нижнем высотном поясе на пологих склонах с мощными дренированными серыми и бурыми горно-лесными почвами. Бурые почвы характеризуются бурой окраской профиля, светлеющей к почвообразующей породе, либо остающейся красновато-бурой в случае развития на красноцветных глинистых сланцах и кварцитах (бурые литогенные почвы). В серых лесных почвах присутствует оподзоленный горизонт (A₂ либо A₂B). Все почвы хорошо дренированы за счет склонового положения и нередко высокой щебнистости (Новгородова, Андреев, 1997). Таксационные характеристики древесного яруса (Андреев, Иванова, 1999; Иванова, Андреев, 1999) приведены в табл. 1.

Из изученных 8 темнохвойных сообществ только 2 можно отнести к субкоренным ельникам (пр. пл. 1 и 2). Остальные 6 подвергались сплошным рубкам и имеют

ТАБЛИЦА 1

Характеристика древостоя изучавшихся участков

№ пробной площади, табличный	№ пробной площади, полевой	Возраст, лет		Состав	Полнота		Запас, куб.м/га
		ели, пихты	березы, осины		абсолютная, кв.м/га	относительная	
Субкоренные темнохвойные леса							
1	107	160	130	8Е1П1Б	32.7	1.0	335.9
2	22	140	80	3Е5П2Б	23.4	0.9	214.0
Производные ельники и пихтарники							
3	130	50	25	5Е5П + С, Б	19.3	0.89	138.4
4	115	50	25	1Е7П2Б + С	21.4	1.17	155.0
5	111	70	25	4Е3С3Б + П	20.8	0.86	141.5
6	120	55	90, 30	5Е1П1С3Б + Ос	24.7	1.09	168.5
7	57	65	65	3Е3П2С2Б	28.4	0.84	260.8
8	110	160	80	5Е3П2Лп + Б	25.2	0.67	277.2

Примечание. Б — береза, Е — ель, Ос — осина, П — пихта, Лп — липа.

нарушенную структуру как древостоя, так и подчиненных ярусов. Пробные площади 3, 4 и 5 заложены в темнохвойных лесах, которые сформировались после сплошных рубок, проведенных 25 лет назад. Однако возраст их древостоя различен. 50 лет для пр. пл. 3 и 4 и 70 лет для пр. пл. 5. Пр. пл. 3 после сплошной рубки подвергалась умеренному выпасу, в результате чего подрост березы систематически в течение всего периода формирования древостоя поедался скотом. Сформировался практически чистый темнохвойный древостой лишь с незначительной примесью березы и сосны. Во втором случае (пр. пл. 4) хорошо сохранился мелкий подрост ели и пихты, которые и сформировал (совместно с березой последующих генераций) современный древостой. На пр. пл. 5 сплошной рубке сопутствовал пожар. В результате мелкий темнохвойный подрост сгорел и в формировании современного древостоя приняли участие только более крупные экземпляры ели и пихты, сохранившиеся после рубки и пожара, а также береза и сосна последующих генераций. Пр. пл. 6 заложена в темнохвойном древостое, который дважды подвергался сплошным рубкам (30 и 90 лет назад), был подвержен пожарам и имеет сложную структуру как древостоя, так и подчиненных ярусов. Пр. пл. 7 после сплошной рубки (65 лет назад) подвергалась незначительному выпасу. Древостой на пр. пл. 8 имеет возраст 160 лет, но его нельзя относить к субкоренным ельникам, так как он неоднократно подвергался пожарам, которые изменили облик нижних ярусов, кроме того на этом участке понижена относительная полнота (0.67) и практически отсутствует подрост ели и пихты. Перечисленные темнохвойные леса мы относим к производным. Они, так же как производные березняки и осинники, являются серийными растительными сообществами и характеризуются динамичностью структуры во времени и в пространстве. Термин «производные темнохвойные леса» не является общепринятым. Традиционно к производным лесам относят березняки, осинники, послепожарные сосняки. Но, на наш взгляд, такая классификационная категория необходима для объединения темнохвойных лесов с явно нарушенной структурой древостоя и подчиненных ярусов.

Для характеристики травяно-кустарничкового покрова на каждой пробной площади выполнено общее геоботаническое описание. Охарактеризован общий облик растительного покрова, его физиономические черты. Составлены списки видов

Продуктивность и обилие видов травяно-кустарничкового яруса

№ пробной площади, табличный	1			2			3		
№ пробной площади, полевой	107			22			130		
	A	Б	В	A	Б	В	A	Б	В
<i>Achillea millefolium</i> L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Aconitum excelsum</i> Rchb.	—	—	—	—	—	—	+	224	r
<i>Actaea erythrocarpa</i> Fisch.	—	—	—	—	—	—	*	*	r
<i>A. spicata</i> L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Adenophora lilifolia</i> (L.) A. DC.	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Adoxa moschatellina</i> L.	—	—	—	—	—	—	*	*	r
<i>Aegopodium podagraria</i> L.	+	224	r	—	—	—	+	224	r
<i>Agrimonia asiatica</i> Juz.	—	—	—	—	—	—	*	*	r
<i>Agrostis tenuis</i> Sibth.	—	—	—	+	346	r	+	200	r
<i>Ajuga reptans</i> L.	2.38	164	l	+	300	r	3.32	121	l
<i>Alchemilla</i> sp. L.	—	—	—	+	340	r	0.22	224	r
<i>Asarum europaeum</i> L.	+	224	r	—	—	—	0.14	150	+
<i>Asperula odorata</i> L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth.	+	224	r	6.9	346	+	—	—	—
<i>Atragene sibirica</i> L.	—	—	—	—	—	—	*	*	r
<i>Betonica officinalis</i> L.	+	218	r	—	—	—	0.35	224	+
<i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) Beauv.	—	—	—	—	—	—	0.78	153	+
<i>Cacalia hastata</i> L.	—	—	—	—	—	—	*	*	r
<i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth.	5.98	206	l	5.51	177	l	2.77	131	+
<i>C. epigeios</i> (L.) Roth.	0.33	155	r	—	—	—	—	—	—
<i>Campanula latifolia</i> L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>C. trachelium</i> L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Carex leporina</i> L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>C. pallescens</i> L.	—	—	—	—	—	—	1.99	224	+
<i>C. pilosa</i> Scop.	—	—	—	0.28	346	r	2.67	98	+
<i>C. rhizina</i> Blytt ex Lindbl.	—	—	—	+	320	r	+	210	r
<i>Cerastium pauciflorum</i> Stev. ex Ser.	—	—	—	+	330	r	+	224	r
<i>Circaea alpina</i> L.	0.41	89	+	—	—	—	—	—	—
<i>Cirsium heterophyllum</i> (L.) Hill.	0.70	224	+	—	—	—	+	215	r
<i>Crepis paludosa</i> (L.) Moench.	—	—	—	—	—	—	+	213	r
<i>C. sibirica</i> L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Dactylis glomerata</i> L.	+	218	r	+	340	r	0.26	215	+
<i>Deschampsia caespitosa</i> (L.) Beauv.	—	—	—	—	—	—	2.60	214	l
<i>Digitalis grandiflora</i> Mill.	—	—	—	—	—	—	+	220	r
<i>Dryopteris carthusiana</i> (Vill.) H. P. Fuchs	—	—	—	1.86	346	+	—	—	—
<i>D. expansa</i> (C. Presl) Fraser-Jenkins et Jermy	2.22	224	+	—	—	—	—	—	—
<i>D. filix-mas</i> (L.) Schott	*	*	r	*	*	r	*	*	r
<i>Equisetum sylvaticum</i> L.	2.10	218	l	12.54	169	2	—	—	—
<i>Festuca gigantea</i> (L.) Vill.	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	0.34	224	+	—	—	—	+	224	r
<i>Fragaria vesca</i> L.	+	224	r	+	220	r	+	214	r
<i>Galeopsis bifida</i> Boenn.	*	*	r	*	*	r	—	—	—
<i>Galium boreale</i> L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>G. mollugo</i> L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Geranium sylvaticum</i> L.	+	224	r	—	—	—	0.14	210	r
<i>Geum rivale</i> L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Glechoma hederacea</i> L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Hieracium umbellatum</i> L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Hypericum perforatum</i> L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Juncus effusus</i> L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Lathyrus gmelinii</i> Fritsch	+	224	r	—	—	—	—	—	—

4			5			6			7			8		
115			111			120			57			110		
А	Б	В	А	Б	В	А	Б	В	А	Б	В	А	Б	В
+	510	r	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
5.05	145	l	2.5	200	+	1.35	447	+	6.08	218	l	0.17	224	+
*	*	r	—	—	—	—	—	—	—	—	—	*	*	r
*	*	r	—	—	—	—	—	—	—	—	—	*	*	r
—	—	—	—	—	—	—	—	—	*	*	r	—	—	—
+	304	r	+	200	r	—	—	—	+	193	r	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	480	r	—	—	—
4.36	143	l	2.95	49	l	1.21	115	+	2.51	171	l	1.22	117	+
0.36	271	+	—	—	—	—	—	—	3.69	191	l	—	—	—
0.75	229	+	—	—	—	—	—	—	0.59	364	+	+	224	r
*	*	r	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3.86	205	+
*	*	r	—	—	—	—	—	—	—	—	—	*	*	r
0.79	304	+	0.9	200	+	—	—	—	0.43	367	+	—	—	—
—	—	—	5.67	119	l	1.63	251	+	3.62	185	l	5.11	140	l
*	*	r	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
16.16	158	2	18.73	81	2	20.75	152	2	5.13	190	l	17.45	140	2
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0.89	283	r	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	480	r	—	—	—
+	361	r	—	—	—	—	—	—	0.27	480	r	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	2.72	254	r	—	—	—
13.52	115	2	12.79	84	2	11.47	141	2	6.69	154	l	32.64	10	2
—	—	—	+	190	r	+	376	r	5.71	286	2	0.25	224	r
0.64	208	r	—	—	—	0.26	327	+	0.15	326	+	+	224	+
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
+	361	r	+	200	r	+	447	r	+	480	r	0.41	145	r
+	510	r	+	200	r	+	447	r	+	480	r	—	—	—
+	510	r	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
+	239	r	—	—	—	0.12	447	r	+	459	r	—	—	—
0.15	245	+	2.23	120	+	—	—	—	0.71	341	+	—	—	—
+	510	r	+	200	r	+	447	r	0.86	390	r	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.03	224	r
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	*	*	r
3.01	229	l	—	—	—	0.12	374	+	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	*	*	r	—	—	—
0.34	206	+	+	210	r	+	447	r	23.95	266	2	—	—	—
0.22	278	+	0.38	211	+	+	447	r	0.14	460	r	+	224	r
*	*	r	*	*	r	—	—	—	—	—	—	—	—	—
+	273	r	—	—	—	0.27	213	+	+	464	r	—	—	—
+	336	r	—	—	—	+	318	r	+	480	r	—	—	—
0.16	286	r	—	—	—	+	348	r	0.71	388	r	+	224	r
0.39	353	r	—	—	—	—	—	—	2.16	222	l	—	—	—
0.10	353	r	—	—	—	—	—	—	0.36	218	+	—	—	—
0.10	510	r	0.17	219	r	+	370	r	+	480	r	—	—	—
+	329	r	0.18	218	+	0.17	168	+	0.10	363	r	0.42	203	+
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.24	189	+
+	505	r	—	—	—	—	—	—	0.16	480	r	—	—	—

№ пробной площади, табличный	1			2			3		
№ пробной площади, полевой	107			22			130		
	A	Б	В	A	Б	В	A	Б	В
<i>Lathyrus pratensis</i> L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>L. vernus</i> (L.) Bernh.	—	—	—	+	225	r	+	224	r
<i>Linnaea borealis</i> L.	*	*	r	—	—	—	—	—	—
<i>Lycopodium annotinum</i> L.	+	218	r	4.33	225	+	—	—	—
<i>L. clavatum</i> L.	13.62	123	l	4.11	204	+	+	222	r
<i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd.	+	200	r	0.77	154	+	0.26	144	+
<i>Majanthemum bifolium</i> (L.) F. W. Schmidt	+	218	r	0.17	190	+	1.02	59	l
<i>Melampyrum pratense</i> L.	—	—	—	+	—	r	0.79	224	+
<i>Melica nutans</i> L.	+	224	r	—	—	—	0.91	149	+
<i>Milium effusum</i> L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Moneses uniflora</i> (L.) A. Gray	*	*	r	—	—	—	—	—	—
<i>Myosotis caespitosa</i> Schultz	—	—	—	—	—	—	+	205	r
<i>M. sylvatica</i> Hoffm.	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Oxalis acetosella</i> L.	0.85	83	2	0.62	136	2	0.33	91	l
<i>Paris quadrifolia</i> L.	+	224	r	—	—	—	+	221	r
<i>Phegopteris connectilis</i> (Michx.) Watt	1.49	198	+	+	346	r	—	—	—
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Poa pratensis</i> L.	—	—	—	+	221	r	—	—	—
<i>P. sibirica</i> Roshev.	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>P. supina</i> Schrad.	—	—	—	—	—	—	0.84	141	r
<i>Poligonum bistorta</i> L.	0.58	224	r	+	344	r	+	203	r
<i>Potentilla erecta</i> (L.) Raeusch.	—	—	—	0.36	346	+	+	219	r
<i>Primula macrocalyx</i> Bunge	—	—	—	—	—	—	+	223	r
<i>Prunella vulgaris</i> L.	0.35	224	+	—	—	—	0.62	138	+
<i>Pulmonaria dacica</i> Simonk.	—	—	—	—	—	—	+	217	r
<i>P. obscura</i> Dumort.	—	—	—	—	—	—	+	210	r
<i>Pyrola minor</i> L.	—	—	—	—	—	—	+	224	r
<i>Ranunculus auricomus</i> L.	—	—	—	+	190	r	+	—	r
<i>R. cassubicus</i> L.	—	—	—	+	209	r	+	218	r
<i>R. monophyllus</i> Ovcz.	—	—	—	—	—	—	+	216	r
<i>R. borealis</i> Trautv.	—	—	—	—	—	—	*	*	r
<i>R. repens</i> L.	—	—	—	—	—	—	+	224	r
<i>Rubus saxatilis</i> L.	0.88	96	+	+	222	r	2.17	166	l
<i>Sanguisorba officinalis</i> L.	—	—	—	+	219	r	—	—	—
<i>Scorzonera ruprechtiana</i> Lipsch. et Krasch. ex Lipsch.	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Scrophularia nodosa</i> L.	—	—	—	*	*	r	—	—	—
<i>Senecio nemorensis</i> L.	0.27	146	r	—	—	—	—	—	—
<i>Solidago virgaurea</i> L.	+	224	r	+	—	r	0.02	224	r
<i>Stachys sylvatica</i> L.	+	224	r	—	—	—	—	—	—
<i>Stellaria bungeana</i> Fenzl.	—	—	—	+	—	r	—	—	—
<i>S. graminea</i> L.	—	—	—	—	—	—	+	152	—
<i>S. holostea</i> L.	—	—	—	0.28	153	r	0.13	135	r
<i>Succisa pratensis</i> Moench.	—	—	—	+	219	r	0.86	194	+
<i>Trientalis europaea</i> L.	0.27	180	+	+	217	r	0.14	214	+
<i>Trifolium repens</i> L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Trollius europaeus</i> L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Tussilago farfara</i> L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Urtica dioica</i> L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	—	—	—	+	210	r	+	221	r
<i>Veratrum lobelianum</i> Bernh.	—	—	—	—	—	—	+	222	r
<i>Veronica chamaedrys</i> L.	—	—	—	+	221	r	0.45	110	+
<i>V. officinalis</i> L.	—	—	—	*	*	r	—	—	—

ТАБЛИЦА 2 (продолжение)

4			5			6			7			8		
115			111			120			57			110		
А	Б	В	А	Б	В	А	Б	В	А	Б	В	А	Б	В
—	—	—	—	—	—	—	—	—	*	*	г	—	—	—
+	450	г	+	210	г	0.15	260	г	+	480	г	+	224	г
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	480	г	+	224	г
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	203	г
+	263	г	+	101	г	0.12	179	+	+	334	г	+	218	г
0.28	124	+	0.12	77	+	0.15	113	+	+	286	г	+	200	г
+	450	г	+	200	г	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0.67	328	+	0.9	200	+	0.41	198	+	0.22	460	+	0.86	161	+
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	*	*	г
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	404	г	—	—	—
0.86	321	+	0.95	161	+	—	—	—	+	480	г	—	—	—
+	489	г	—	—	—	—	—	—	+	260	г	+	181	г
+	354	г	+	200	г	—	—	—	+	480	г	+	203	г
*	*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	218	г
—	—	г	—	—	—	—	—	—	—	—	—	*	*	г
—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	223	г	—	—	—
—	—	—	*	*	г	—	—	—	*	*	г	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0.60	354	+	—	—	—	+	311	г	0.28	374	г	—	—	—
+	510	г	0.2	105	г	0.72	269	+	+	349	г	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.78	210	+	—	—	—
0.74	171	+	1.02	200	г	—	—	—	1.33	218	г	—	—	—
0.35	230	г	1.8	200	+	+	447	г	+	480	г	+	203	г
0.61	192	+	+	200	г	+	447	г	+	331	г	0.62	166	+
1.06	341	г	+	200	г	+	447	г	+	480	г	+	200	г
+	510	г	+	200	г	+	447	г	0.33	299	г	+	224	г
+	510	г	+	161	г	+	184	г	+	480	г	—	—	—
+	447	г	+	200	г	—	—	—	+	331	г	—	—	—
*	*	г	—	—	—	—	—	—	*	*	г	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.44	342	г	+	218	г
0.20	202	г	1.02	120	+	1.04	184	+	0.14	454	г	0.53	115	+
—	—	—	2.1	131	+	0.7	284	г	0.51	458	г	—	—	—
—	—	—	—	—	—	1.14	348	+	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	*	*	г	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	480	г	+	218	г
1.02	299	+	0.3	200	г	+	257	г	+	480	г	—	—	—
—	—	—	2.28	200	+	—	—	—	+	480	г	—	—	—
+	353	г	+	161	г	+	447	г	0.10	462	г	+	224	г
—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	480	г	—	—	—
0.46	200	+	0.64	73	+	—	—	—	0.51	283	+	0.74	158	+
—	—	—	+	200	г	2.45	224	г	0.98	284	+	+	224	г
0.12	171	+	+	161	г	0.13	140	+	0.36	477	+	+	200	г
—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	480	г	—	—	—
0.56	172	+	0.45	200	+	0.60	409	+	1.38	234	г	+	224	г
*	*	г	—	—	—	—	—	—	*	*	г	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	*	*	г	—	—	—
+	490	г	—	—	—	5.14	204	г	—	—	—	+	224	г
—	—	—	—	—	—	2.59	348	+	1.12	376	+	+	203	г
0.11	262	г	0.18	200	г	+	447	г	+	435	г	—	—	—
—	—	—	*	*	г	—	—	—	—	—	—	—	—	—

№ пробной площади, табличный	1			2			3		
№ пробной площади, полевой	107			22			130		
	А	Б	В	А	Б	В	А	Б	В
<i>Vicia cracca</i> L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>V. sepium</i> L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Viola canina</i> L.	—	—	—	+	198	г	+	177	г
<i>V. epipsila</i> Ledeb.	+	224	г	+	—	г	0.20	183	г
<i>V. mirabilis</i> L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>V. montana</i> L.	—	—	—	—	—	—	0.11	146	г
<i>V. selkirkii</i> Pursh ex Goldie	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Примечание. А — фитомасса в абсолютно сухом состоянии (г/м²), Б — коэффициент вариации фито-
 щадках встречен не был, а отмечен только в общем геоботаническом описании; + — фитомасса не ме-

с указанием их обилия по шкале Браун-Бланке (Миркин и др., 1989, с изм.), пространственного размещения видов и приуроченности их к микроусловиям и синузидальным группировкам фитоценоза. Балльные оценки обилия видов по используемой нами шкале составляют: г — вид чрезвычайно редок с проективным покрытием менее 1 %; + — вид встречается с проективным покрытием 1—2 %; 1 — степень проективного покрытия вида 3—5 %; 2 — проективное покрытие от 5 до 25 %; 3 — проективное покрытие 25—50 %; 4 — проективное покрытие 50—75 %; 5 — проективное покрытие более 75 % (табл. 2). Названия видов даны по С. К. Черепанову (1981).

Изучение синузидального строения фитоценозов включало определение следующих параметров: доли в общем сложении фитоценоза, характер границ (резкие, размытые), происхождение (коренные, производные). Внутри синузид определяли общее проективное покрытие, а также видовой состав, проективное покрытие отдельных видов, их высоту, фитомассу. Названия синузид давали по соответствующим доминантам. Под синузидой мы понимаем одноярусные ценотически связанные и экологически однородные единицы (Трасс, 1964; Миркин и др., 1989).

Для учета запаса фитомассы травяно-кустарничкового покрова на каждой пробной площади взяты укусы с 10—25 учетных площадок размером 0.5 × 0.5 м. Растения срезали на уровне почвы, укусы разбирали по видам, высушивали до абсолютно сухого состояния и взвешивали.

На основе данных по фитомассе нижних ярусов для изученных темнохвойных лесов рассчитан индекс Шеннона (Peet, 1974):

$$H = - \sum P_i \ln P_i,$$

где P_i — доля вида в общей фитомассе. Для расчета использованы значения фитомассы всех встреченных на пробных площадках видов (как обильных, так и малообильных). Фитомасса видов, отмеченных только в общем геоботаническом описании и не встреченных на учетных площадках, условно принята за 0.01 г/м².

Результаты и обсуждение

Оценка видового разнообразия темнохвойных лесов. В наиболее простом случае видовое разнообразие измеряется количеством видов на единицу площади (Миркин и др., 1989). Несмотря на простоту определения, количество видов счита-

4			5			6			7			8		
115			111			120			57			110		
А	Б	В	А	Б	В	А	Б	В	А	Б	В	А	Б	В
—	—	—	—	—	—	—	—	—	*	*	г	—	—	—
+	353	г	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
+	353	г	+	115	г	0.10	201	г	+	264	г	0.12	189	+
—	—	—	+	189	г	—	—	—	+	480	г	—	—	—
+	210	г	—	—	—	—	—	—	0.51	370	г	—	—	—
—	—	—	+	199	г	—	—	—	+	480	г	+	222	г
—	—	—	*	*	г	*	*	г	—	—	—	—	—	—

массы, В — обилие; * — фитомасса и ее коэффициент вариации не определены, так как вид на учетных площади 0.1 г/м².

ется неплохим показателем для оценки биоразнообразия лесной растительности, и в некоторых случаях именно ему отдается предпочтение при маршрутных исследованиях (Gentry, 1997; Siitonen, 1998). Под пологом изучаемых нами субкоренных ельников насчитывается 36—40 видов травяно-кустарничковых растений. В производных темнохвойных лесах видовое разнообразие возрастает и составляет 43—78 видов. Значения индекса Шеннона для субкоренных ельников составляют 1.97 и 1.88 для 1 и 2 пробных площадей соответственно; для производных темнохвойных лесов его значения возрастают до 2.11—2.81. Лишь послепожарный ельник (пр. пл. 8) с однородным вейниково-волосистоосоковым покровом имеет пониженное (по сравнению с субкоренными ельниками) биоразнообразие: индекс Шеннона составляет 1.49.

Проективное покрытие травяно-кустарничкового и мохового ярусов. Под пологом субкоренных ельников проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса составляет около 20 %, мохового — 70—80 %. В производных темнохвойных лесах проективное покрытие мхов сокращается в 2.5—15 раз и варьирует от 0.5 до 30 % (рис. 1).

Наиболее информативным количественным показателем нарушенности структуры нижних ярусов темнохвойных лесов западных низкогорий Южного Урала, по нашим наблюдениям, является отношение проективного покрытия мхов к проективному покрытию трав (Иванова, 2000). Для субкоренных ельников этот индекс

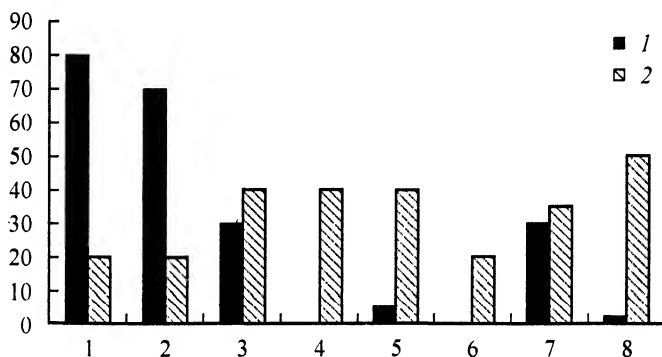


Рис. 1. Проективное покрытие нижних ярусов.

1 — мхи, 2 — травы. По оси абсцисс — номер пробной площадки, по оси ординат — проективное покрытие, %.

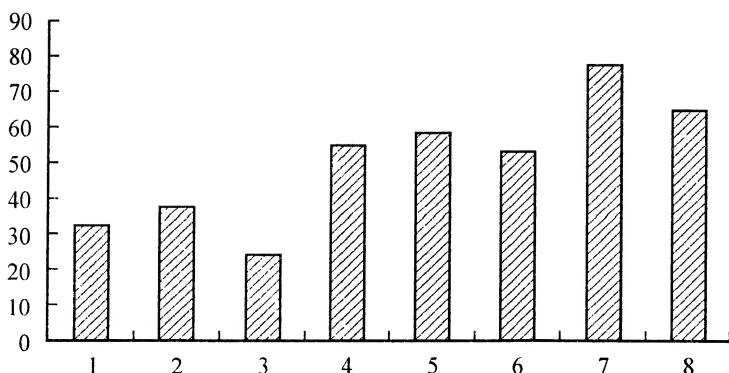


Рис. 2. Продуктивность травяно-кустарничкового яруса.

По оси абсцисс — номер пробной площадки, по оси ординат — фитомасса трав, г/м².

составляет 3.5—4.0, для производных темнохвойных лесов — 0.86—0.014, т. е. разница между субкоренными ельниками и производными темнохвойными лесами по этому показателю в 5—300 раз.

Продуктивность травяно-кустарничкового покрова. Под пологом изученных нами субкоренных ельников общая фитомасса травяно-кустарничкового яруса составляет 32.6—37.8 г/м² в абсолютно сухом состоянии (рис. 2). В производных темнохвойных лесах общая фитомасса травяно-кустарничкового яруса, как правило, возрастает и составляет 24.3—77.9 г/м². Пониженное значение общей фитомассы отмечено только для одного производного ельника (пр. пл. 3), что связано, видимо, с выпасом.

Наиболее резкие различия между субкоренными и производными темнохвойными лесами выявляются по доле злаковых и осоковых в фитомассе травяно-кустарничкового яруса. В субкоренных лесах злаковых и осоковых отмечается 15.8—18.2 % от общей фитомассы, в производных темнохвойных лесах этот показатель варьирует от 31.5 до 85.4 % (рис. 3). Наибольший процент злаковых и осоковых наблюдается в лесах, пройденных пожарами: 85.4 % (пр. пл. 8), 68.7 % (пр. пл. 5), 64.4 % (пр. пл. 6).

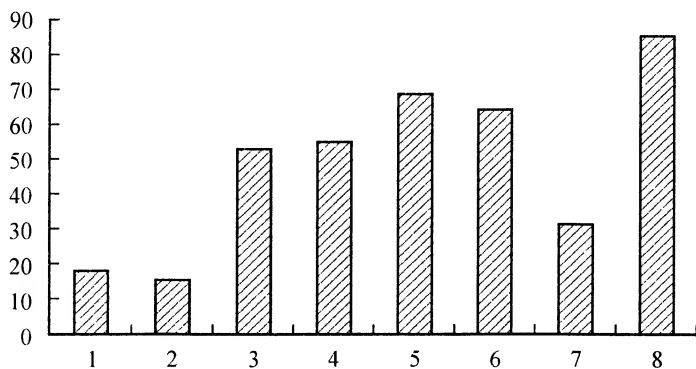


Рис. 3. Доля злаковых и осоковых в фитомассе травяно-кустарничкового яруса.

По оси абсцисс — номер пробной площадки, по оси ординат — фитомасса злаковых и осоковых, % от общей фитомассы.

ТАБЛИЦА 3

Распределение числа видов травяно-кустарничкового яруса темнохвойных лесов по классам продуктивности, %

№ пробной площади, табличный	1	2	3	4	5	6	7	8
Процент видов с фитомассой менее 5 г/м ²	82.2	75.0	100	5.7	85.5	91.2	91.9	86.4
Процент видов с фитомассой 6—10 г/м ²	5.9	16.7	0	2.1	3.8	2.9	6.5	4.5
Процент видов с фитомассой 11—15 г/м ²	5.9	8.3	0	2.1	3.8	2.9	0	0
Процент видов с фитомассой 16—20 г/м ²	0	0	0	0	3.8	0	0	4.5
Процент видов с фитомассой более 20 г/м ²	0	0	0	0	0	2.9	1.6	4.5

Продуктивность отдельных видов варьирует от 0.01 (и менее) до 32.7 г/м². Подавляющее большинство видов (75—100 %) имеет продуктивность менее 5 г/м² (табл. 3), причем для производных лесов процент видов с продуктивностью менее 5 г/м² несколько выше, чем для субкоренных ельников. В субкоренных ельниках все виды травянистых растений попадают в первые три класса продуктивности, т. е. их фитомасса не превышает 15 г/м². В производных темнохвойных лесах незначительный процент видов (2.1—4.5 %) может иметь фитомассу более 15 г/м².

В субкоренных ельниках наибольшую продуктивность имеют *Lycopodium clavatum* — 13.6 г/м² (пр. пл. 1) и 4.1 г/м² (пр. пл. 2), *Equisetum sylvaticum* — 2.1 г/м² (пр. пл. 1) и 12.5 г/м² (пр. пл. 2), *Athyrium filix-femina* — 6.9 г/м² (пр. пл. 2), *Calamagrostis arundinacea* — 5.9 г/м² (пр. пл. 1) и 5.5 г/м² (пр. пл. 2), *Lycopodium annotinum* — 4.3 г/м² (пр. пл. 2), *Ajuga reptans* — 2.4 г/м² (пр. пл. 1), *Dryopteris expansa* — 2.2 г/м² (пр. пл. 1).

В производных темнохвойных лесах спектр наиболее обильных видов изменяется (табл. 4). Под пологом большинства изученных темнохвойных лесов (пр. пл. 4—6 и 8) явно доминирующими видами являются *Calamagrostis arundinacea* и *Carex pilosa*. Их фитомасса составляет соответственно 16.2 и 13.5 для пр. пл. 4, 18.7 и 12.9 для пр. пл. 5, 20.7 и 11.5 для пр. пл. 6, 32.6 и 17.4 для пр. пл. 8. Исключение составляют пр. пл. 7 и 3. На пр. пл. 7 преобладает по фитомассе *Filipendula ulmaria* (23.9 г/м²). Она распространена главным образом в окнах полога древостоя, где ее фитомасса достигает 55 г/м², за счет чего среднее значение фитомассы для всей пробной площади оказывается также высоким. На пр. пл. 3 нет явно доминирующих видов: фитомасса наиболее обильных не превышает 3.5 г/м², что связано, видимо, с выпасом.

Синузиальная структура. В структуре субкоренных ельников можно выделить две крупные группы синузий. Первая — под пологом темнохвойного древостоя и вторая — в окнах полога древостоя. Каждая из этих групп синузий имеет свои особенности. Под пологом темнохвойного древостоя формируются зеленомошные, зеленомошно-мелкотравные и мертвопокровные синузии. Это — коренные синузии, по занимаемой площади — основные.

Зеленомошные синузии занимают 25—60 % площади ценозов (табл. 5). Они характеризуются сплошным моховым покровом, мощность которого варьирует от 2 до 6 см. Травяно-кустарничковый ярус разрежен, состоит главным образом из та-

ТАБЛИЦА 4

Продуктивность наиболее обильных видов травяно-кустарничкового яруса в производных темнохвойных лесах (г/м² в абсолютно сухом состоянии)

Пр. пл. 3		Пр. пл. 4		Пр. пл. 5		Пр. пл. 6		Пр. пл. 7		Пр. пл. 8	
Вид	Фито-масса	Вид	Фито-масса	Вид	Фито-масса	Вид	Фито-масса	Вид	Фито-масса	Вид	Фито-масса
<i>Betonica officinalis</i>	3.5	<i>Calamagrostis arundinacea</i>	16.2	<i>Calamagrostis arundinacea</i>	18.7	<i>Calamagrostis arundinacea</i>	20.7	<i>Filipendula ulmaria</i>	23.9	<i>Carex pilosa</i>	32.6
<i>Ajuga reptans</i>	3.3	<i>Carex pilosa</i>	13.5	<i>Carex pilosa</i>	12.9	<i>Carex pilosa</i>	11.5	<i>Carex pilosa</i>	6.7	<i>Calamagrostis arundinacea</i>	17.4
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	2.7	<i>Aegopodium podagraria</i>	5.0	<i>Brachypodium pinnatum</i>	5.7	<i>Vaccinium myrtillus</i>	5.1	<i>Aconitum excelsum</i>	6.1	<i>Brachypodium pinnatum</i>	5.1
<i>Carex pilosa</i>	2.6	<i>Ajuga reptans</i>	4.0	<i>Ajuga reptans</i>	3.0	<i>Veratrum lobelianum</i>	2.6	<i>Carex rhisina</i>	5.7	<i>Athyrium filix-femina</i>	3.8
<i>Rubus saxatilis</i>	2.2	<i>Equisetum sylvaticum</i>	3.0	<i>Aconitum excelsum</i>	2.5	<i>Succisa pratensis</i>	2.5	<i>Calamagrostis arundinacea</i>	5.1	<i>Ajuga reptans</i>	1.2
<i>Carex pallescens</i>	2.0	<i>Pyrola minor</i>	1.0	<i>Stachys sylvatica</i>	2.3	<i>Brachypodium pinnatum</i>	1.6	<i>Alchemilla</i> sp.	3.7	<i>Melica nutans</i>	0.9
<i>Majanthemum bifolium</i>	1.0	<i>Solidago virgaurea</i>	1.0	<i>Deschampsia caespitosa</i>	2.2	<i>Aconitum excelsum</i>	1.3	<i>Brachypodium pinnatum</i>	3.6	<i>Stellaria holostea</i>	0.7

ежного мелкотравья: *Majanthemum bifolium*, *Oxalis acetosella*, *Tridentalis europaea*, *Solidago virgaurea*. Единично присутствуют *Calamagrostis arundinacea*, *Carex pilosa*, *Cirsium heterophyllum*. Проективное покрытие травяно-кустарничкового покрова не превышает 10 %. Зеленомошно-мелкотравные синузии занимают 20—55 % площади. При сходном с зеленомошными синузиями флористическим составом их отличает отсутствие сплошного мохового покрова. Преобладает таежное мелкотравье.

Мертвопокровные синузии формируются под густым пологом крон деревьев темнохвойных видов. Отличительной чертой этих синузий является отсутствие мохового покрова и крайне разреженный травяно-кустарничковый покров, который состоит главным образом из видов таежного мелкотравья, способных выдерживать конкурентное воздействие древесного яруса.

В окнах полога древостоя формируются вейниково-волосистоосоковые и крупнопоротниковые синузии. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса составляет 90—100 %, и фитомасса — до 150 г/м². Вейниково-волосистоосоковые синузии отличает обилие *Calamagrostis arundinacea*, *Carex pilosa*, *Cirsium heterophyllum*, *Rubus idaeus*. Преимущественно только в окнах полога древостоя встречаются *Betonica officinalis* и *Aegopodium podagraria*. Видовая насыщенность растений приводит к расслоению на подъярусы. Первый ярус формируют *Rubus idaeus*, генеративные побеги *Calamagrostis arundinacea*, а также *Mili-*

ТАБЛИЦА 5

Синузиальная структура субкоренных и производных темнохвойных лесов западных низкогорий Южного Урала

Название синузии	Занимаемая синузией площадь (%) для пробных площадей							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Зеленомошная	60	40	10	0	5	0	0	0
Зеленомошно-мелкотравная	20	40	40	5	10	0	30	0
Мелкотравная	0	0	0	20	0	15	40	5
Черничная	0	0	0	0	0	15	0	0
Мертвопокровная	10	10	5	20	5	20	7	5
Крупнопоротниковая	5	5	0	0	0	0	0	0
Вейниково-волосистоосоковая	5	5	40	50	60	45	5	90
Разнотравно-злаковая	0	0	5	5	0	5	18	0

um effusum, *Aconitum excelsum*, *Veratrum lobelianum*. Второй, наиболее сомкнутый, ярус представлен *Calamagrostis arundinacea*, *Carex pilosa*, *Cirsium heterophyllum*, *Aegopodium podagraria*. Третий ярус состоит из видов мелкотравья.

Крупнопоротниковые синузии выделяются по доминированию *Athyrium filix-femina*, реже *Dryopteris filix-mas*, *D. expansa*. Развита только один ярус, самый верхний.

После сплошных рубок синузиальная структура не остается постоянной. Наиболее резко она изменяется в случае формирования на вырубках лиственных древостоев (Иванова, 2001). Под пологом вновь формирующихся после сплошных рубок темнохвойных лесов резко сокращена доля коренных синузий: зеленомошных и зеленомошно-мелкотравных (табл. 5). Полностью выпадают из структуру лесов крупнопоротниковые синузии. Достаточно распространенными остаются мертвопокровные синузии, формирующиеся под густым пологом подроста ели и пихты. В производных темнохвойных лесах, как правило, доминируют по площади вейниково-волосистоосоковые синузии: занимают 40—90 % площади. Наиболее развиты они в лесах, пройденных пожарами (90 % на пр. пл. 8 и 60 % на пр. пл. 5). Значительно распространены в производных темнохвойных лесах разнотравно-злаковые синузии. По своей структуре они сходны с вейниково-волосистоосоковыми синузиями, но их отличает большее видовое разнообразие.

К сожалению, синузии выделены нами весьма субъективно. В дальнейшем мы планируем провести выделение синузий на основе математических методов, но это тоже даст только предварительную оценку, так как количество заложенных учетных площадок (для определения продуктивности видов) ограничено и составляет 10—25 на пробную площадь. Этого, разумеется, не достаточно для объективной оценки синузиальной структуры сообщества, но позволит провести некоторые сопоставления.

Заключение

Таким образом, субкоренные и антропогенные (послерубочные и послепожарные) темнохвойные леса западных низкогорий Южного Урала существенно различаются по структуре нижних ярусов, что оправдывает отнесение последних к категории производных. Под пологом производных темнохвойных лесов по сравнению с субкоренными лесами увеличиваются видовое разнообразие, проективное

покрытие и фитомасса травяно-кустарничкового яруса, резко возрастает доля злаковых и осоковых видов в сложении травянистого яруса, изменяется спектр наиболее обильных видов, синузальная структура лесов, уменьшается проективное покрытие мохового яруса. В качестве наиболее перспективных критериев для «экспресс» оценки уровня трансформации темнохвойных лесов изучаемого региона можно предложить следующие: отношение проективного покрытия мхов к проективному покрытию трав, проективное покрытие мхов, доля злаковых и осоковых в сложении нижних ярусов. Эти показатели легко определяются, не требуют большой специальной подготовки и могут использоваться в лесоустройстве для оценки общего уровня трансформации лесной растительности. Приведенные в статье полные списки видов облегчат определение травянистых растений в процессе лесоустройства, позволят более корректно оценить нарушение видового состава нижних ярусов. Данные по динамике продуктивности видов трав помогут оценить трансформацию подчиненных ярусов темнохвойных лесов на количественном уровне.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреев Г. В. Анализ типологической структуры лесных земель южно-уральской провинции южнотажных и смешанных лесов // Матер. конф. «Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии». Екатеринбург, 1998. С. 231—232.
- Андреев Г. В., Иванова Н. С. Комплексные исследования в субкоренных темнохвойных лесах западных низкогорий Южного Урала (информационный листок). Екатеринбург, 1999. 4 с.
- Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. Л., 1969. 232 с.
- Василевич В. И. Некоторые новые направления в изучении динамики растительности // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 10. С. 1—15.
- Горчаковский П. Л. Растительность // Урал и Приуралье. М., 1968. С. 211—261.
- Горчаковский П. Л. Растительный мир высокогорного Урала. М., 1975. 282 с.
- Горчаковский П. Л. Антропогенные изменения растительности: мониторинг, оценка, прогнозирование // Экология. 1984. № 5. С. 3—16.
- Громцев А. Н. Современное состояние и проблемы сохранения коренных лесов на западе таежной зоны России // Лесоведение. 2002. № 2. С. 3—8.
- Дыренков С. А. Структура и динамика таежных ельников. Л., 1984. 174 с.
- Иванова Н. С. Оценка уровня трансформации лесной растительности в связи с рубками геоботаническими методами // Межвуз. сб. науч. работ «Лесная таксация и лесоустройство». Красноярск, 2000. С. 208—214.
- Иванова Н. С. Трансформация нижних ярусов темнохвойных лесов Южного Урала под воздействием сплошных рубок // Лесное хозяйство. 2001. № 2. С. 31—32.
- Иванова Н. С., Андреев Г. В. Фитоценоотические особенности естественного возобновления ели и пихты в западных низкогорьях Южного Урала (информационный листок). Екатеринбург, 1999. 4 с.
- Ипатов В. С. Отражение динамики растительного покрова в синтаксономических единицах // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 10. С. 1380—1388.
- Колесников Б. П. Леса Челябинской области // Леса СССР. М., 1969. Т. 4. С. 125—156.
- Котов М. И. Ботанико-географический очерк гор Зигальга и Машак на Южном Урале // Тез. докл. совещ. «Материалы по классификации растительности Урала». Свердловск, 1959. С. 59—61.
- Левицкий И. И., Письмеров А. В. Типы елово-пихтовых лесов Уфимского плато // Сб. тр. по лесному хоз-ву. 1962. С. 5—16.
- Левицкий И. И., Письмеров А. В. Характеристика основных типов елово-пихтовых лесов Уфимского плато // Лесн. журн. 1963. № 5. С. 33—36.
- Метеорологический ежемесячник. 1975—1994. Т. 1—12. Вып. 2.
- Миркин Б. М., Розенберг Г. С., Наумова Л. Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М., 1989. 223 с.
- Нешатаев Ю. Н. Проблема первичной редукции видов при анализе сводных геоботанических таблиц и разработка аналитических программ // Растительность России. СПб., 2001. № 2. С. 99—106.
- Новгородова Г. Г., Андреев Г. В. Трансформация почв в связи с антропогенной динамикой ельников западных низкогорий Южного Урала // Матер. науч.-практич. конф. «Леса Башкортостана: современное состояние и перспективы». Уфа, 1997. С. 125—126.

Смолоногов Е. П. Особенности возрастной динамики древостоев широколиственно-елово-пихтовых лесов западного склона Среднего Урала // Вопросы лесного хозяйства Сибири и Дальнего Востока. Красноярск, 1959. С. 36—45.

Смолоногов Е. П., Шихов А. М. Восстановительно-возрастная динамика лесов Билимбаевского опытно-показательного лесхоза // Сб. науч. тр. «Восстановительная и возрастная динамика таежных лесов Среднего Урала». Свердловск, 1987. С. 4—46.

Соколова Л. А. Основные черты растительности западного склона (северной части) Южного Урала // Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова, сер. III (Геоботаника). 1951. Вып. 7. С. 134—180.

Трасс Х. Х. Вопросы теоретического обоснования метода синузий в фитоценологии // Изучение растительности острова Сааремаа. Тарту, 1964. С. 82—111.

Тюлина Л. Н. Материалы по высокогорной растительности // Изв. Гос. геогр. об-ва. 1931. Т. 63. Вып. 5—6. С. 455—492.

Фильрозе Е. М. Антропогенная динамика лесных ресурсов Челябинской области // Охрана и рациональное использование биологических ресурсов Урала. Свердловск, 1978. С. 63—64.

Фильрозе Е. М., Гладушко Г. М. Экологический анализ структуры лесных массивов в западных низкогорьях Южного Урала // Роль экологических факторов в лесообразовательном процессе на Урале. Свердловск, 1981. С. 65—84.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 509 с.

Finegan B. Forest succession // Nature. 1984. Vol. 312. N 5590. P. 109—114.

Forster D. R. Disturbance history, community organization and vegetation dynamics of the old-growth Pisgah Forest, south-western New Hampshire, USA // J. Ecol. 1988a. Vol. 76. N 1. P. 105—134.

Forster D. R. Species and stand response to catastrophic wind in central New England, USA // Ecol. 1988b. Vol. 76. N 1. P. 135—151.

Franklin J. F., Hemstrom M. A. Aspects of succession in the coniferous forests of the Pacific Northwest // Forest succession. New York, 1981. P. 212—229.

Gentry A. H. Correlations between patterns of diversity and dynamics in tropical forests // 15th Int. Bot. Congr., Yokogama, Aug. 28—Sept. 3, 1997. Yokogama, 1997. P. 55.

Noss R. F. Assessing and monitoring forest biodiversity // Forest Ecol. Manag. 1999. Vol. 115. N 2—3. P. 135—146.

Okland R. H. Vegetation ecology: theory, methods and applications with reference to Fennoscandia // Somerfeltia suppl. 1990. Vol. 1. P. 1—216.

Okland R. H. On the variation explained by ordination and constrained ordination axes // J. Veg. Sci. 1999. N 10. P. 131—136.

Peet R. K. The measurement of species diversity // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1974. N 5. P. 285—307.

Pitkanen S. The use of diversity indices to assess the diversity of vegetation in managed boreal forests // Forest Ecol. Manag. 1998. Vol. 112. N 1—2. P. 121—137.

Siitonen P. Method for the measurement of biodiversity in the boreal forests // Rept. Skog. Forsk. 1998. N 1. P. 66.

Siren G. The development of spruce on raw humus sites in Northern Finland and its ecology. Helsinki. Acta Forest. Fenn. 1955. Vol. 62. 363 p.

Svensson J. S., Jeglum J. K. Structure and dynamics of an undisturbed old-growth Norway spruce forest on the rising Bothnian coastline // Forest Ecol. Manag. 2001. Vol. 151. N 1—3. P. 67—79.

Ter Braak C. J. F. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis // Ecology. 1986. Vol. 67. P. 1167—1179.

Uutera J., Tokola T., Maltamo M. Differences in the structure of primary and managed forests in East Kalimantan, Indonesia // Forest Ecol. Manag. 2000. Vol. 129. N 1—3. P. 63—74.

SUMMARY

Primary and anthropogenic (after fire and felling) dark-coniferous forests in the western foothills of the Southern Ural differ greatly in the structure of subordinate layers, and this allows considering the latter as secondary forests. Under the cover of the secondary dark-coniferous forests (as compared to the primary ones), species diversity, projective cover and phytomass increase; grass and sedge share in the herb layer sharply increases; spectrum of the most abundant species and forest synusial structure change, moss projective cover decrease. As the most useful criteria for estimation of transformation of the dark-coniferous forests in the region, the following ones can be suggested: ratio of moss projective cover to herb projective cover; moss projective cover; grass and sedge share in the structure of subordinate layers.

УДК 581.526.4(235)(571.6)

© С. В. Осипов

**ПОДГОЛЬЦОВЫЕ РЕДКОЛЕСЬЯ БУРЕЙНСКОГО НАГОРЬЯ
(ДАЛЬНИЙ ВОСТОК, АМУРО-УДСКОЕ МЕЖДУРЕЧЬЕ)**S. V. OSIPOV. SUBALPINE OPEN WOODLANDS OF BUREINSKOYE HIGHLAND
(FAR EAST, THE AMUR AND UDA INTERFLUVE)Биолого-почвенный институт ДВО РАН
690022 Владивосток, пр. 100 лет Владивостоку, 159

Факс (4232)310193

E-mail: osipov@ibss.dvo.ru

Поступила 23.12.1999

Окончательный вариант получен 16.10.2002

Редколесья в таежно-гольцовых ландшафтах Буреинского нагорья образованы *Picea ajanensis* и *Larix cajanderi*. Выполнена эколого-фитоценологическая классификация редколесных растительных комплексов, выделены классы 4 рангов. Классы высшего ранга — редколесья тундровые, луговые и болотные. Приведены типовые геоботанические описания.

Ключевые слова: классификация, растительность, подгольцовые редколесья, Буреинское нагорье, Дальний Восток.

Описание редколесий верхних поясов Буреинского нагорья содержится в статье о растительном покрове хр. Ям-Алинь (Осипов, 1994). Еще в нескольких публикациях растительность, описанная как лесная, охватывает и редколесья. Задача данной статьи — дать более полное представление о редколесьях таежно-гольцовых ландшафтов Буреинского нагорья.

Район исследований охватывает хребты Ям-Алинь, Дуссе-Алинь, северную часть Буреинского хр. и Баджалский хр. Исследования проведены на 6 ключевых участках, каждый из которых имеет диапазон высот примерно от 1000 до 2000 м над ур. м. (табл. 1). Ключевые участки на хр. Дуссе-Алинь расположены на территории Государственного природного заповедника «Буреинский».

Буреинское нагорье расположено в пределах мезозойской складчатой эвгеосинклинальной системы и имеет крайне гетерогенное геологическое строение. Здесь представлены довольно крупные гранитные интрузивы и липаритовые эффузивы мелового возраста и плотные осадочные породы разного возраста и разной степени метаморфизма (Красный, 1980). Горные хребты имеют преобладающие высоты порядка 1500 м над ур. м., максимальные высоты превышают 2000 м. Рассматриваемая территория расположена на южной границе многолетнемерзлых горных пород (Казакова, 1976). Климат имеет муссонные черты и характеризуется весьма высокой степенью континентальности (Борисов, 1975; Скрыльник, Скрыльник, 1976). Однако степень континентальности очень сильно меняется по сезонам года (Полозова, 1954) и характеризуется высоким пространственным варьированием (Сурова, 1977; Петров и др., 2000). Из-за холодной, сухой и солнечной зимы, прохладного и влажного лета эта территория, несмотря на довольно южные широты, получает от-

ТАБЛИЦА 1
Район исследования

Ключевой участок	Географические координаты		Площадь, км ²	Годы исследований
	с. ш.	в. д.		
Хр. Ям-Алинь				
Верховья р. Коврижка (приток р. Селиткан)	53°25′	134°49′	200	1985, 1986
Истоки р. Селиткан	53°11′	134°49′	100	1982, 1984
Хр. Дуссе-Алинь				
Правые истоки р. Левая Буря	52°08′	134°46′	20	1989
Верховья р. Браи (приток р. Левая Буря)	52°03′	134°43′	50	1990
Баджалский хр.				
Верховья р. Болоджок (приток р. Дуки-Макит)	50°42′	135°01′	50	1991
Среднее течение р. Герби	50°38′	134°20′	50	1993

носителем мало тепла. Для диапазона высот от 1000 до 2000 м средняя годовая температура воздуха имеет значения порядка -5 — -10 °С (Справочник..., 1966; Короткий и др., 1987; Сазыкин, 1994), средняя температура января — -30 °С, июля — $+15$ °С. Годовая сумма осадков — 1000 мм, из них 80—90 % выпадает в теплое полугодие (с апреля по октябрь) и 10—20 % — в холодное (с ноября по март) (Справочник..., 1968; Карпенко, 1969; Борисов, 1970). Годовая испаряемость (возможное при данных климатических условиях испарение с открытой пресноводной поверхности) — 350 мм (Борисов, 1970). Коэффициент увлажнения — отношение годовой суммы осадков к годовой испаряемости — около 3 и соответствует избыточно увлажненному климату.

Буреинское нагорье расположено в месте контакта таких различных в ботанико-географическом аспекте регионов, как Восточная Сибирь, Охотия и Маньчжурия. На каждом ключевом участке представлены горно-тундровый и подгольцовый пояса и верхняя часть горно-таежного пояса. На Ям-Алине граница между горно-таежным и подгольцовым поясами проходит на высоте 1300 м, между подгольцовым и горно-тундровым — 1500 м, на Дуссе-Алине эти границы находятся на высоте около 1400 и 1600 м, на северном макросклоне Баджалского хр. их положение приближенно можно оценить как 1500 и 1700 м над ур. м. (Осипов, 2002). В горно-тундровом поясе преобладает тундровая и эпилитно-лишайниковая растительность, на плоских водоразделах встречаются моховые болота. Растительный покров подгольцового пояса образуют заросли кедрового стланика (*Pinus pumila*), тундровая растительность, лиственничные и еловые редколесья, каменноберезовые криволесья (*Betula lanata*), кустарниковые заросли (*Duschekia fruticosa*, *Salix krylovii*, *Betula divaricata*, *Rhododendron aureum*). В подгольцовом поясе довольно широко распространены каменистые россыпи и скалы, встречаются моховые болота и луга. Растительный покров верхней части горно-таежного пояса образуют летнехвойные (*Larix cajanderi*) и темнохвойные (*Picea ajanensis*) леса. В пойме обычны лиственные леса (*Populus suaveolens*, *Toisusu cardiophylla*). Встречаются травяные и моховые болота.

Материал и методика

Понятие «редколесье» основательно рассмотрено в работах Б. Н. Норина (1979), В. А. Демьянова (1988, 1992, 1995) и некоторых других авторов. Здесь остановимся

лишь на отдельных моментах, касающихся ряда понятий «лес»—«редколесье»—«редина».

Существуют, на первый взгляд, весьма различные представления о структуре редколесий. В одних случаях в качестве их основных элементов рассматриваются древостой и нижние (недревесные) ярусы, в других случаях редколесная растительность рассматривается как мозаика древесных и недревесных парцелл. При этом в тех и других случаях допускается различная степень целостности редколесной растительной группировки: то подчеркивается ее единство (Демьянов, 1995), то — независимость отдельных частей (ярусов, парцелл, синузий и т. д.) (Миняев, 1963). Однако на базе самых разных представлений признается, что древесные породы в редколесьях не являются столь мощным эдификатором, как в лесах, но имеют большую фитоценологическую значимость, нежели в редирах; строго говоря, в лесу древостой — единственный эдификатор, в редколесьях — один из двух или более эдификаторов (наряду с кустарниковым, травяно-кустарничковым или мохово-лишайниковым ярусами), в редирах древостой — ассектатор. Слабая выраженность эдификаторной функции древостоя и обычная мозаичность горизонтального сложения заставляют рассматривать небольшие участки редколесий (площадью сотни квадратных метров) как интегральные растительные системы (Норин, 1979, 1987), а более обширные (площадью тысячи квадратных метров) — как растительные комплексы (комбинации).

Редколесья формируются на периферии экологического ареала лесов (Долуханов, 1961), в пессимальных для лесообразовательного процесса условиях. Коренные редколесья занимают менее благоприятные климатические или/и почвенно-гидрологические условия, чем леса, и более благоприятные, чем редины. В качестве морфологически хорошо выраженного, хотя и косвенного, параметра для выделения редколесий используется сомкнутость крон древостоя. Обзор литературы по северным районам (Демьянов, 1988; Абаимов, Бондарев, 1997) показал, что к редколесьям относят растительность с сомкнутостью древесного полога 0.1(0.2)—(0.2)0.3(0.4).

В публикациях на английском языке широко используется термин «woodland», который применяют к древостоям с сомкнутостью крон 10—25 % в отличие от редкостойных лесов (open stand/forest), имеющих сомкнутость крон 25—60 % (Fosberg, 1967; Viereck et al., 1992).

Данная работа подготовлена на основе 80 геоботанических описаний пробных площадей размером от 800 до 2000 м². Участки редколесий такого размера характеризуются выраженной мозаичностью территориального сложения (чередованием древесных и недревесных парцелл) и являются растительными комплексами. Классификация редколесий (редколесных растительных комплексов) выполнена на основе эколого-фитоценологического подхода и представлений о жизненных формах (Долуханов, 1961; Крылов, 1984; Осипов, 2001). В основу классификации положены состав и соотношение эковиоморф и формируемых ими парцелл. Выделены единицы (классы) 4 рангов. Ранг I примерно соответствует виду комплекса (Виноградов, 1966), типу комплекса (Карамышева, Рачковская, 1968), кон-микромбинации (Александрова, 1977) и сопоставим с ассоциацией в эколого-фитоценологической классификации растительных сообществ. Ранг II примерно соответствует группе комплексов, группе типов комплексов, группе кон-микромбинаций этих же авторов и сопоставим с группой ассоциаций. Ранги III и IV сопоставимы с группой формаций и классом формаций в эколого-фитоценологической классификации растительных сообществ. При наименовании лиственных редколесий использован термин «летнехвойный» (Крылов, 1984; что означает

«летнезеленый хвойный»), который подчеркивает особенности жизненной формы лиственницы. Знаком «*» в названиях отмечены переходные единицы (классы). Близкие синтаксоны других авторов указаны только для Буреинского нагорья и прилежащих районов (хребтов Тукурингра, Становой, Джугджур, северной и средней части Сихотэ-Алиня). При описании растительности называются основные парцеллы и дается поярусная характеристика. Для общепринятых типов ярусов по преобладающим биоморфам различаются несколько подтипов: для мохово-лишайникового яруса — моховой и лишайниковый подтипы, для травяно-кустарничкового — травяной, кустарничковый и травяно-кустарничковый. Названия видов, за некоторыми исключениями, приведены по следующим работам: Определитель..., 1971—1998; Сосудистые..., 1985—1996; Игнатов, Афонина, 1992.

Описание редколесий

Редколесье тундровое (IV)

Включает гипоарктические и подгольцовые тундровые редколесья, хвойные и лиственные.

Темнохвойное редколесье тундровое (III)

1. Еловое редколесье зеленомошное (II). Частично соответствует группе ассоциаций Высокогорные кустарниковые темнохвойные леса (Сочава, 1945), группе типов леса Ельники с подлеском из субальпийских кустарников (Манько, Ворошилов, 1974а), группе типов леса Ельники кустарниковые геоморфологического комплекса Подгольцовые ельники (Манько, 1987). На склонах в зональных и близких к ним условиях подгольцового пояса.

а) Еловое редколесье кашкарное зеленомошное (I). Частично соответствует типу леса Ельник с подлеском из рододендрона золотистого (Манько, Ворошилов, 1974б; Манько, 1987). Встречается часто. Преобладают зеленомошные парцеллы *Picea ajanensis* и *Rhododendron aureum*. Древостой: V—Va классы бонитета, сомкнутость крон 0.1, высота 9—14 м, образован *Picea ajanensis*. Подрост: 100—800 шт./га, еловый. Кустарниковый ярус: сомкнутость крон от незначительной до 0.35, образован *Pinus pumila* и *Betula divaricata*. Кустарничковый ярус: проективное покрытие 30—65 %, высота 30—35 см, образован *Rhododendron aureum* и другими видами. Моховой ярус: проективное покрытие 60—90 %, высота 5—7 см, образован *Pleurozium schreberi* (табл. 2).

б) Еловое редколесье ерниковое зеленомошное (I). Встречается очень редко. Сложена зеленомошными парцеллами *Picea ajanensis* и *Betula divaricata*. Древостой: V—Va классы бонитета, сомкнутость крон 0.15—0.25, высота 12—13 м, образован *Picea ajanensis*. Подрост: 200—300 шт./га, еловый. Кустарниковый ярус: сомкнутость крон 0.75—0.8, высота 1—1.2 м, образован *Betula divaricata*. Кустарничковый ярус: проективное покрытие 50—60 %, высота 25—30 см, образован *Rhododendron aureum*. Моховой ярус: проективное покрытие 90 %, высота 7—9 см, образован *Pleurozium schreberi*.

в)* Еловое редколесье кедровостланиковое зеленомошное (I). Частично соответствует типу леса Ельник с подлеском из кедрового стланика (Манько, Ворошилов, 1974б; Манько, 1987). Встречается часто. Сложено зеленомошными парцеллами *Picea ajanensis* и *Pinus pumila*. Древостой: V—Va классы бонитета, сомкну-

Травяно-кустарничковый ярус, проективное покрытие		65	60	50	35	60	20	35															
Высота, см		30	30	25	15	25	20	15						25	25	30	30	10					
Кустарнички, низкие кустарники и полукустарнички		60	50	50	30	60	20	35						3	2	10	40	40					
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.		+	3	10	1	15	1	2						+	+	1	1	4					
<i>Phylloboce caerulea</i> (L.) Bab.		3	3	10	5	15	5	2						1	+	+	10	—					
<i>Rhododendron aureum</i> Georgi		50	30	25	13	30	10	20						—	1	+	20	18					
<i>Spiraea beauverdiana</i> Schneid.		3	3	1	+	2	—	—						1	+	5	8	+					
<i>Vaccinium uliginosum</i> L.		+	—	1	+	7	+	2						+	+	+	2	—					
<i>Chamaepericlymenum canadense</i> (L.) Aschers. et Graebn.		+	3	1	—	+	—	—						+	—	—	1	—					
<i>Empetrum sibiricum</i> V. Vassil.		—	—	—	5	—	+	+						—	+	1	5	—					
<i>Ledum macrophyllum</i> Tolm.		—	—	3	—	1	—	—						—	+	+	—	18					
<i>Linnaea borealis</i> L.		+	5	—	—	—	—	—						1	+	—	5	—					
<i>Cassiope ericoides</i> (Pall.) D. Don		—	—	—	8	+	2	+						—	—	—	—	—					
<i>Rubus arcticus</i> L.		—	—	—	—	—	—	—						+	+	1	—	—					
<i>Rubus chamaemorus</i> L.		—	—	1	—	1	—	—						—	—	—	5	—					
<i>Cassiope redowskii</i> (Cham. et Schlecht.) G. Don fil.		—	—	—	—	—	+	3						—	—	—	—	—					
<i>Ledum palustre</i> L.		—	—	—	—	—	+	5						—	—	—	—	—					
<i>Pentaphylloides fruticosa</i> (L.) O. Schwarz		—	—	—	—	—	—	—						—	+	1	—	—					
Травы		7	5	5	3	5	+	—						60	30	25	20	1					
<i>Carex globularis</i> L.		+	—	5	+	10	—	—						—	+	+	10	+					
<i>Streptopus streptopoides</i> (Ledeb.) Frye et Rigg		+	+	1	+	—	—	—						+	+	—	1	—					
<i>Tilingia ajanensis</i> Regel et Til.		—	+	+	+	+	—	—						5	3	2	3	—					
<i>Calamagrostis lapponica</i> (Wahlenb.) C. Hartm.		—	+	1	+	—	—	—						—	—	—	+	1					
<i>Veratrum oxyssepalum</i> Turcz.		+	—	—	—	+	—	—						5	+	—	5	—					
<i>Aconitum umbrosum</i> (Korsh.) Kom.		+	+	—	—	—	—	—						+	—	—	+	—					
<i>Calamagrostis purpurea</i> (Trin.) Trin.		1	—	—	—	—	—	—						15	15	—	2	—					
<i>Coptis trifolia</i> (L.) Salisb.		+	—	—	+	—	—	—						3	—	8	—	—					
<i>Sanguisorba stipulata</i> Raf.		+	+	—	—	—	—	—						8	15	—	—	—					
<i>Solidago spinaefolia</i> Fisch. ex Herd.		+	—	—	—	—	—	—						+	+	1	—	—					
<i>Tephroseris lenensis</i> (Schischk.) Holub		+	—	—	—	—	—	—						+	+	+	—	—					

ТАБЛИЦА 2 (продолжение)

Класс формаций	1						2						3					
Группа формаций	1						2						3					
Группа ассоциаций и ассоциация	1						2						3					
Номер описания	1 а	1 б	1 в	2 а	2 б	3 а	3 б	4 а	5 а	6 а	7 а	8 а	9 а	10 а	11 а	12 а	13 а	14 а
Год описания	1984	1985	1989	1985	1989	1985	1985	1989	1985	1985	1989	1985	1989	1985	1989	1985	1989	1989
Размер пробной площади, м	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40 × 30	40	40 × 30	40	40 × 30	40	40 × 30	40
Высота над ур. м., м	1400	1300	1400	1320	1450	1320	1300	1250	1200	1250	1500	1420	1500	1420	1500	1420	1500	1420
Уклон, град	27	24	14	8	14	10	10	6	4	3	16	34	16	34	16	34	16	34
Азимут, град	225	90	110	270	105	270	330	225	225	180	45	75	225	180	45	75	225	180
Почва	ПБп	ПБт	ПБт	ПБг	ПЗп	Ощ	ПБо	ПД	ПД	ПДо	ПБт	ПЗг	ПБт	ПДо	ПБт	ПЗг	ПБт	ПЗг
Травяно-кустарничковый ярус. проективное покрытие Высота, см	65 30	60 30	50 25	35 15	60 25	20 20	35 15	60 25	30 25	30 10	50 30	40 40	60 30	25 25	30 10	50 30	40 40	40 40
Травы	7	5	5	3	5	+	—	60	30	25	20	1	60	30	25	20	1	1
<i>Acelidanthus anticleoides</i> Trautv. et C. A. Mey.	+	—	—	+	—	—	—	+	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>Aegopodium alpestre</i> Ledeb.	1	—	—	—	—	—	—	8	15	—	—	—	8	15	—	—	—	—
<i>Carex pallida</i> C. A. Mey.	+	—	—	—	—	—	—	3	+	—	—	—	3	+	—	—	—	—
<i>Diphysastrum alpinum</i> (L.) Holub	—	—	—	—	—	—	—	+	+	2	—	—	+	+	—	—	—	—
<i>Luzula sibirica</i> V. Krecz.	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	+	+	+	—	—	—
<i>Lycopodium annotinum</i> L.	+	1	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Polemonium schmidtii</i> Klof.	+	—	—	—	—	—	—	+	1	—	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>Aconitum karafutense</i> Miyabe et Nakai	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	+	+	—	—	—	—
<i>Angelica saxatilis</i> Turcz. ex Ledeb.	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	+	+	—	—	—	—
<i>Avenula dahurica</i> (Kom.) Holub	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	+	+	—	—	—	—
<i>Bistorta elliptica</i> (Willd. ex Spreng.) Kom.	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	+	+	—	—	—	—
<i>B. vivipara</i> (L.) S. F. Gray	—	—	—	—	—	—	—	3	3	—	—	—	3	3	—	—	—	—
<i>Dryopteris expansa</i> (C. Presl) Fras.-Jenk. et Jermy	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Festuca ovina</i> L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	20	—	—	—	3	20	—	—	—
<i>Galium boreale</i> L.	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	+	+	—	—	—	—

ТАБЛИЦА 2 (продолжение)

Класс формаций		1			2			3		
Группа формаций		1			2			3		
Группа ассоциаций и ассоциации		1 а			2 а			4 а		
Номер описания		7			17			88		
Год описания		1984			1985			1985		
Размер пробной площади, м		40			40			40		
Высота над ур. м., м		1400			1320			1250		
Уклон, град		27			14			6		
Азимут, град		225			90			225		
Почва		ПБп			ПБт			ПД		
Мохово-лишайниковый ярус, проективное покрытие		80			90			50		
Высота, см		6			7			2		
Лишайники		—			+			+		
<i>Cladonia uncialis</i> (L.) F. H. Wigg.		—			—			—		
<i>Alloctraria cucullata</i> (Bellardi) Randl. et Saag		—			—			—		
Число видов		44			27			66		

Примечание. Для видов древесного яруса указано соотношение по запасу ствольной древесины, для подроста — соотношение по численности. Для древесного яруса, кустарникового яруса, видов кустарникового яруса указана сомкнутость крон, «+» — < 0.05 . Для видов травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов указано проективное покрытие, %; «+» — < 0.5 %, «—» — вид отсутствует. Год описания отражает, на каком ключевом участке оно выполнено. Почвы: ПБп — подбур перегнойный, ПБт — подбур торфянистый, ПБю — подзол торфянистый, ПЗп — подзол торфянистый, ОЩ — органогенно-щебнистая, ПД — перегнойно-дерновая. В описаниях также присутствуют следующие виды: 1 а — *Vaccinium myrtillus* L. (+), *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm. (+), *Buxbaumia arphylla* Hedw. (+), *Hypnum plicatulum* (Lindb.) Jaeg. (+), *Plagiothecium laetum* Schimp. (+), *Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb. (+), 2 а — *Cladonia ectocyna* Leight. (1), *Cladonia gomecha* (Ach.) Asah. (+), 3 а — *Cladonia crispata* (Ach.) Flot. (+), 4 а — *Arctus dioicus* (Walt.) Fern. (+), *Bromopsis pimpelliana* (Scribn.) Holub (+), *Carex albertina* Hoppe (3), *Carex saxatilis* L. (+), *Cirsium schantense* Trautv. et Mey. (+), *Hedysarum inundatum* Turcz. (+), *Mitella nuda* L. (+), *Moneses uniflora* (L.) A. Gray (+), *Poa sibirica* Roshev. (+), *Pyrola minor* L. (+), *Ranunculus borealis* Trautv. (+), *Rheum compactum* L. (+), *Rhytidadelphus subpiniformis* L. (+), *Parnassia palustris* L. (+), *Pulsatilla ajanensis* Regel et Tiling (+), *Trentalis europaea* L. (+), *Hypnum lindbergii* Mitt. (1), 6 а — *Salix krylovii* E. Wolf (+), *Lonicera edulis* Turcz. ex Freyn (+), *Salix fuscescens* Anderss. (+), *Antennaria dioica* (L.) Gaertn. (+), *Carex vanheurckii* Muell. Arg. (+), *Polytrichum juniperinum* Hedw. (5), *Cladonia arbuscula* ssp. *mitis* (Sandst.) Bur-gaz (+), *Cladonia gracilis* (L.) Willd. (+), *Peltigera scabrosa* Th. Fr. (+), 7 а — *Luzula parviflora* (Ehrh.) Desv. (1), *Pedicularis labradorica* Wirsing (1). Число видов и проективное покрытие ярусов указаны в таблице с учетом видов, приведенных под таблицей.

тость крон 0.25, высота 10—14 м, образован *Picea ajanensis*. Кустарничковый ярус: сомкнутость крон 0.7—0.9, высота 1.8—2 м, образован *Pinus pumila*, иногда с участием *Betula divaricata*. Кустарничковый ярус: проективное покрытие 10—87 %, высота 25—50 см, образован *Rhododendron aureum* или *Ledum palustre*. Моховой ярус: проективное покрытие 50—70 %, высота 5—10 см, образован *Pleurozium schreberi*, иногда и другими видами.

Летнехвойное редколесье тундровое (III)

2. Лиственничное редколесье зеленомошное (II). Частично соответствует группе ассоциаций Лиственничники кустарниково-брусничные (Доронина, 1973). На склонах, надпойменных террасах, седловинах, моренах в зональных и близких к ним условиях подгольцового пояса.

а) Лиственничное редколесье ерниковое зеленомошное (I). Встречается редко. Сложено зеленомошными парцеллами *Larix cajanderi*, *Pinus pumila*, *Betula divaricata* и *Rhododendron aureum*. Древостой: V—Va классы бонитета, сомкнутость крон 0.1—0.25, высота 10—16 м, образован *Larix cajanderi*. Подрост от единичного до 500 шт./га, лиственничный, иногда лиственничный и еловый. Кустарничковый ярус: сомкнутость крон 0.2—0.75, высота 1—2 м, образован *Betula divaricata* с участием *Pinus pumila*. Кустарничковый ярус: проективное покрытие 15—55 %, высота 15—25 см, образован *Rhododendron aureum*, *Vaccinium uliginosum*, *Phyllodoce caerulea*. Моховой ярус: проективное покрытие 60—85 %, высота 3—8 см, образован *Pleurozium schreberi*.

б)* Лиственничное редколесье кедровостланиковое зеленомошное (I). Частично соответствует группе ассоциаций Лиственничники с подростом из кедрового стланика (Флора..., 1981). Встречается часто. Сложено зеленомошными парцеллами *Larix cajanderi*, *Pinus pumila*, *Betula divaricata* и *Rhododendron aureum*. Древостой: V—Vб классы бонитета, сомкнутость крон 0.1—0.3, высота 6—15 м, образован *Larix cajanderi*. Подрост от единичного до 800 шт./га, лиственничный, иногда с участием елового. Кустарничковый ярус: сомкнутость крон 0.2—0.95, высота 1.2—2 м, образован *Pinus pumila* с участием *Betula divaricata*. Кустарничковый ярус: проективное покрытие 20—70 %, высота 15—40 см, образован *Rhododendron aureum*, *Vaccinium vitis-idaea* и другими видами. Лишайниковый ярус имеет сомкнутость до 20 %. Моховой ярус: проективное покрытие 45—90 %, высота 4—10 см, образован *Pleurozium schreberi*.

3. Лиственничное редколесье лишайниковое (II). На коллювиальных склоновых шлейфах и моренах в олиготрофных мезоморфных условиях подгольцового пояса.

а) Лиственничное редколесье кустарничково-лишайниковое (I). Встречается очень редко. Сложено зеленомошными и лишайниковыми парцеллами *Larix cajanderi*, кустарничково-лишайниковыми тундровыми и эпилитно-лишайниковыми парцеллами. Древостой: Va—Vб классы бонитета, сомкнутость крон 0.2, высота 6—7 м, образован *Larix cajanderi*. Подрост: 200—300 шт./га, лиственничный и еловый. Кустарничковый ярус: сомкнутость крон 0.1—0.2, образован *Pinus pumila* и *Betula divaricata*. Кустарничковый ярус: проективное покрытие 15—20 %, высота 20 см, образован *Rhododendron aureum*, *Phyllodoce caerulea* и другими видами. Лишайниковый ярус: проективное покрытие 35—50 %, высота 10 см, образован *Cladina rangiferina* и *C. stellaris*. Моховой ярус: проективное покрытие 20—30 %, высота 5 см, образован *Pleurozium schreberi*.

б)* Лиственничное редколесье кедровостланиковое лишайниковое (I). Встречается редко. Сложено зеленомошными и лишайниковыми парцеллами *Larix cajanderi*

ri и *Pinus pumila* и кустарничково-лишайниковыми тундровыми парцеллами. Древостой: Va—Vб классы бонитета, сомкнутость крон 0.15—0.25, высота 5—9 м, образован *Larix cajanderi*. Подрост: 100—600 шт./га, лиственничный и еловый. Кустарниковый ярус: сомкнутость крон 0.6—0.7, высота 1.3—1.5 м, образован *Pinus pumila*. Кустарничковый ярус: проективное покрытие 15—40 %, высота 10—30 см, образован *Rhododendron aureum*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*. Лишайниковый ярус: проективное покрытие 25—70 %, высота 10 см, образован *Cladina rangiferina* и *C. stellaris*.

Редколесье луговое (IV)

Включает субальпийские, гипоарктические, бореальные и суббореальные луговые редколесья, хвойные и лиственные.

Темнохвойное редколесье луговое (III)

4. Еловое редколесье разнотравное (II). Частично соответствует группе ассоциаций Высокогорные кустарниковые темнохвойные леса (Сочава, 1945) и группе типов леса Ельники травяные геоморфологического комплекса типов леса Подгольцовые ельники (Манько, 1987). На шлейфах склонов световых экспозиций в более благоприятных, нежели зональные, условиях нижней половины подгольцового пояса. Встречается довольно часто.

а) Еловое редколесье разнотравное (I). Соответствует асс. *Rhododendripiceum herbosum* (Рододендроновый ельник с травянистым покровом) (Сочава, 1934) и типу леса Ельник высокотравный (Манько, Ворошилов, 1974б; Манько, 1987). Встречается часто. Сложено зеленомошными и разнотравными парцеллами *Picea ajanensis* и *Betula lanata* и луговыми парцеллами. Древостой: V класс бонитета, сомкнутость крон 0.1—0.4, образован *Picea ajanensis* (7—10 единиц, сомкнутость 0.1—0.25, высота 12—17 м). Подрост: 300—4000 шт./га, преобладает еловый и березовый. Кустарниковый ярус: сомкнутость крон от незначительной до 0.4, образован *Duschekia fruticosa* и другими видами. Травяной ярус: проективное покрытие 30—65 %, высота 25—40 см, образован *Calamagrostis purpurea*, *Sanguisorba stipulata*, *Veratrum oxysepalum* и другими видами. Моховой ярус: проективное покрытие 30—65 %, высота 2—7 см, образован *Pleurozium schreberi* или/и *Hylocomiastrum pyrenaicum*.

Летнехвойное редколесье луговое (III)

5. Лиственничное редколесье разнотравное (II). На высокой пойме в нижней половине подгольцового пояса. Встречается редко.

а) Лиственничное редколесье войниково-разнотравное (I). Сложено зеленомошными и разнотравными парцеллами *Larix cajanderi* и луговыми парцеллами. Древостой: V класс бонитета, сомкнутость крон 0.1—0.2, образован *Larix cajanderi*. Подрост: 200 шт./га, лиственничный. Травяной ярус: проективное покрытие 30 %, высота 20—40 см, образован *Calamagrostis purpurea*, *Sanguisorba stipulata* и другими видами. Моховой ярус: проективное покрытие 20—60 %, образован *Pleurozium schreberi* и другими видами.

6. Лиственничное редколесье травяно-пустошное (II). На склоновых шлейфах, седловинах, речных террасах подгольцового пояса. Формируется под влиянием пастбищных факторов. Встречается редко.

а) Лиственничное редколесье кладиново-типчаковое (I). Сложено зеленомошными парцеллами *Larix cajanderi* и травяно-пустошными парцеллами. Древостой: V—Va классы бонитета, сомкнутость крон 0.1—0.3, высота 4—15 м, образован *Larix cajanderi*. Подрост: 300—1500 шт./га, лиственничный. Кустарниковый ярус отсутствует или сомкнут до 0.25. Травяно-кустарниковый ярус: проективное покрытие 20—60 %, высота 10—25 см, образован *Festuca ovina*, *Calamagrostis purpurea*, *Coptis trifolia*, *Tilingia ajanensis*, *Pentaphylloides fruticosa*, *Spiraea beauverdiana* и другими видами. Лишайниковый ярус: проективное покрытие от незначительного до 45 %, высота 4 см, образован *Cladina rangiferina* и другими видами. Моховой ярус: проективное покрытие 20—70 %, высота 2—5 см, образован *Pleurozium schreberi* или некоторыми другими видами.

Редколесье мохово-болотное (IV)

Включает гипоарктические, бореальные и суббореальные мохово-болотные редколесья, хвойные и лиственные.

Летнехвойное редколесье мохово-болотное (III)

7. Лиственничное редколесье сфагновое (II). Частично соответствует группе ассоциаций Лиственничники багульниково-сфагновые (Доронина, 1973). На сырых участках склонов, надпойменных террас и морен в нижней части подгольцового пояса.

а) Лиственничное редколесье ерниковое сфагновое (I). Встречается очень редко. Сложено сфагновыми, с участием зеленомошных, парцеллами *Larix cajanderi*, *Pinus pumila*, *Betula divaricata* и травяно-кустарничково-сфагновыми парцеллами. Древостой: V—Va классы бонитета, сомкнутость крон 0.2—0.25, высота 13—14 м, образован *Larix cajanderi*. Подрост: 1000 шт./га, лиственничный. Кустарниковый ярус: сомкнутость крон 0.5—0.7, высота 70—140 см, образован *Betula divaricata* с участием *Pinus pumila*. Травяно-кустарниковый ярус: проективное покрытие 40—50 %, высота 30—40 см, образован *Carex globularis*, *Rubus chamaemorus*, *Vaccinium uliginosum* и другими видами. Моховой ярус: проективное покрытие 75—85 %, высота 6—10 см, образован *Sphagnum angustifolium* с участием *Pleurozium schreberi*.

б)* Лиственничное редколесье кедровостланиковое сфагновое (I). Встречается часто. Сложено сфагновыми, с участием зеленомошных парцеллами *Larix cajanderi*, *Pinus pumila*, *Betula divaricata* и травяно-кустарничково-сфагновыми парцеллами. Древостой: V—Va классы бонитета, сомкнутость крон 0.15—0.25, высота 8—14 м, образован *Larix cajanderi*. Подрост 100—1000 шт./га, лиственничный, редко преобладает еловый. Кустарниковый ярус: сомкнутость крон 0.8—0.9, высота 1.3—2.2 м, образован *Pinus pumila* с участием *Betula divaricata*. Кустарниковый ярус: проективное покрытие 35—70 %, высота 30—40 см, образован *Ledum macrophyllum*, *Rhododendron aureum* и *Vaccinium vitis-idaea*. Моховой ярус: проективное покрытие 70—95 %, высота 6—10 см, образован *Sphagnum angustifolium* с участием *Pleurozium schreberi*.

На формирование редколесий в таежно-гольцовых ландшафтах Буреинского нагорья оказывают существенное влияние, по крайней мере, следующие факторы. В зональных местообитаниях близ верхней границы леса складываются пессимальные для развития древесных пород и лесообразовательного процесса климатические условия. В этих местообитаниях формируются зеленомошные еловые и лиственничные редколесья. В более благоприятных, нежели зональные, эдафических

условиях, характерных для пойменных террас, формируются разнотравные листовенничные редколесья. Формирование разнотравных еловых редколесий также происходит в благоприятных эдафических условиях на склоновых шлейфах преимущественно южных экспозиций, для которых характерны дренированность, прогреваемость и глубокое оттаивание почвы в летний период, достаточный снежный покров зимой. В 2 полярных типах местообитаний почвенно-грунтовые условия оказывают лимитирующее воздействие на лесообразовательный процесс. Это наиболее каменистые участки (коллювиальные шлейфы, конечные морены, каменистые россыпи на склонах), на которых формируются лишайниковые листовенничные редколесья, и переувлажненные участки (плохо дренируемые надпойменные террасы, пологие склоновые шлейфы и мерзлотные северные склоны), на которых формируются сфагновые листовенничные редколесья. Травяно-пустошные листовенничные редколесья образуются под влиянием выпаса и частичной вырубки деревьев на месте зеленомошных листовенничных лесов и редколесий.

Обсуждение

Особенности редколесной растительности далеко не всегда находят соответствующее отражение в классификационных схемах. Так, весьма часто леса и редколесья (а то и редины) одной древесной породы объединяются в одну формацию. Однако при таком решении явно недооцениваются особенности состава и структуры редколесной растительности. Как показал Норин (1979) на примере лесотундровых редколесий, редколесная группировка — не лесное сообщество, в котором доминантом-эдификатором является древостой, а комплекс древесных и недревесных парцелл с разными доминантами-эдификаторами. Причем для репрезентативной таксации древостоя в редколесьях необходимо закладывать крупные пробные площади, неоднородность (мозаичность) которых во многих случаях столь явно выражена. Относительно изученной растительности можно добавить, что тундровые и болотные парцеллы в редколесьях часто являются не фитоценозами, а комплексами, а редколесная группировка в целом — комплексом второго порядка. В эколого-фитоценологической классификации, конечно же, нельзя пренебрегать столь значимой характеристикой, как ценотическая природа растительной группировки. Поэтому лесные сообщества (ценозы) и редколесные комплексы (комбинации) заслуживают разделения на более высоких, нежели внутрiformационные, уровнях.

То, что при изучении редколесий объектами классификации обычно оказываются комплексы (комбинации), а не сообщества (ценозы), требует обратить внимание еще на один момент. В эколого-фитоценологическом подходе значимость («вес») структурных элементов как критериев классификации соответствует их фитоценотической позиции, т. е. степени участия в сложении, функционировании и развитии растительной группировки. Поэтому при классификации редколесий не следует умалывать «вес» доминантов-эдификаторов недревесных ярусов и парцелл (их фитоценотическая позиция сходна с позицией древесной породы) и завышать «вес» древостоя. Кроме этого, при классификации редколесий виды и экобиоморфы нижних ярусов имеют огромное индикационное значение.

Как отражение значительного своеобразия редколесий можно рассматривать выделение Демьяновым (1992, 1995) редколесного типа (группы типов) растительности. Но такой синтаксон (вне зависимости от его классификационного ранга) вызывает серьезное возражение. Дело в том, что в этом случае слишком высокое

значение придается такой особенности, как низкая сомкнутость (разреженность) древостоя. Действительно, эта характеристика отражает некоторые существенные ценотические и экологические особенности растительности. Однако растительность с низкой сомкнутостью древостоя чрезвычайно многообразна (в том числе по набору экоморф и, следовательно, по ценотическим и экологическим особенностям), поэтому понятие «редколесье» нецелесообразно рассматривать как синтаксон. Возражения против подразделения редколесий только по древесным породам (см. Демьянов, 1995) изложены выше.

Намеченные в настоящей статье синтаксоны IV и III ранга в определенной мере перекликаются с предложениями А. Г. Долуханова (1961) и Б. А. Быкова (1960). Так, Долуханов наметил пангрегации криофильных и гигрофильных редколесий, а среди первых — классы формаций лесотундровых, подгольцовых и субальпийских редколесий. Быков в типе хвойной растительности выделил группу конгрегаций болотно-тундровые редколесья, к которой относятся темнохвойная и летнезеленая конгрегации. Также следует отметить, что В. Б. Сочава (1961) привел формацию северотажные лиственничные редколесья (*Larix dahurica*), а В. Ю. Нешатаев и В. Ю. Нешатаева (1994) выделили 2 формации: лиственничные редколесья из лиственницы Каяндера травяно-кустарниковые и кустарниковые.

Заключение

В таежно-гольцовых ландшафтах Буреинского нагорья формируются тундровые, луговые и мохово-болотные редколесья с *Larix cajanderi* и *Picea ajanensis*. Тундровые редколесья приурочены к зональным местообитаниям подгольцового пояса и каменистым местообитаниям подгольцового и горно-таежного поясов. Луговые редколесья формируются в наиболее благоприятных почвенно-гидрологических и мезоклиматических условиях подгольцового пояса. Мохово-болотные редколесья расположены на переувлажненных местообитаниях подгольцового и горно-таежного поясов.

Для редколесий в сравнении с лесами, как известно, характерны снижение эдификаторной роли древостоя и значительное развитие недревесных парцелл. Эти особенности структуры должны найти отражение при эколого-фитоценологической классификации: доминантам-эдификаторам древостоя и недревесных парцелл целесообразно придавать примерно равный «вес», соответствующий их фитоценотической позиции.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абаимов А. П., Бондарев А. И. Критерии выделения северных редколесий и биологических редин в редкостойных лесах Севера // Лесоведение. 1997. № 1. С. 45—50.
- Александрова В. Д. Принципы классификации мозаичных фитоценозов и микрокомбинаций растительности тундровой области // Пятое Всес. совещ. классификации растительности. Новосибирск, 1977. С. 3—4.
- Борисов А. А. Климатография Советского Союза. Л., 1970. 331 с.
- Борисов А. А. Климаты СССР в прошлом, настоящем и будущем. Л., 1975. 432 с.
- Быков Б. А. Доминанты растительного покрова Советского Союза. Алма-Ата, 1960. Т. 1. 316 с.
- Виноградов Б. В. Картирование комплексов фрагментов растительных ассоциаций в полупустыне // Геоботаническое картографирование. М.; Л., 1966. С. 35—48.
- Демьянов В. А. О понятиях «редколесье» и «редина» в тундроведении // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 9. С. 1313—1318.
- Демьянов В. А. Редколесья как тип растительности // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1992. № 4. С. 590—597.

Демьянов В. А. О классификации редколесного типа растительности // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1995. № 4. С. 435—440.

Долуханов А. Г. Принципы классификации растительных сообществ // Вопросы классификации растительности. Свердловск, 1961. С. 39—46.

Доронина Ю. А. Флора и растительность бассейна р. Уды. Новосибирск, 1973. 151 с.

Игнатов М. С., Афонина О. М. Список мхов территории бывшего СССР // Arctoa. 1992. Т. 1. С. 1—85.

Казакова Н. М. Сравнительный анализ распространения современного и древнего ледникового и мерзлотного рельефа Азии // География и палеогеография климатоморфогенеза. Владивосток, 1976. С. 10—45.

Карамышева З. В., Рачковская Е. И. Опыт составления мелкомасштабной карты для степной территории Казахстана // Геоботаническое картографирование. Л., 1968. С. 5—21.

Карпенко А. С. Карта годовых осадков: Врезка // Карта растительности бассейна Амура. М. 1 : 2 500 000 / Под ред. В. Б. Сочавы. М., 1969.

Короткий А. М., Мохова Л. М., Пушкарь В. С. Климатические смены голоцена и развитие ландшафтов гольцовой зоны Центрального Ям-Алиня // Палеогеографические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток, 1987. С. 4—19.

Красный Л. И. Геология региона Байкало-Амурской магистрали. М., 1980. 159 с.

Крылов А. Г. Жизненные формы лесных фитоценозов. Л., 1984. 182 с.

Манько Ю. И. Схема классификации лесов из ели аянской (методические рекомендации). Владивосток, 1987. 48 с.

Манько Ю. И., Ворошилов В. П. Основные итоги исследования аянских ельников северных районов Хабаровского края и Амурской области // Лесоводственные аспекты изучения растительного покрова Дальнего Востока. Владивосток, 1974а. С. 5—21.

Манько Ю. И., Ворошилов В. П. Аянские ельники верхней части бассейна р. Селемджа // Там же. Владивосток, 1974б. С. 22—71.

Миняев Н. А. Структура растительных ассоциаций. М.: Л., 1963. 262 с.

Нешатаев В. Ю., Нешатаева В. Ю. Лиственничники и лиственничные редколесья // Растительность Кроноцкого государственного заповедника (Восточная Камчатка). СПб., 1994. С. 19—39.

Норин Б. Н. Структура растительных сообществ восточно-европейской лесотундры. Л., 1979. 200 с.

Норин Б. Н. Эдификатор, интегральная (комплексная) фитоценотическая система, агрегация, фитохора, растительность и растительный покров — дискуссионные вопросы теории фитоценологии // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 11. С. 1427—1435.

Определитель лишайников СССР. Вып. 1—7. Л.-СПб., 1971—1998.

Осинов С. В. Растительный покров осевой части хребта Ям-Алинь (Дальний Восток, Амуро-Удское междуречье). Типы территориальных единиц // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 7. С. 66—74.

Осинов С. В. Классификация растительных синузий, сообществ, агрегаций и комбинаций таежно-гольцовых ландшафтов Буреинского нагорья на основе понятия «жизненная форма растительности» // Комаровские чтения. Владивосток, 2001. Вып. 47. С. 51—177.

Осинов С. В. Зональность растительного покрова таежно-гольцовых ландшафтов Буреинского нагорья (Дальний Восток) // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 4. С. 119—129.

Петров Е. С., Новороцкий П. В., Ленишин В. Т. Климат Хабаровского края и Еврейской автономной области. Владивосток—Хабаровск, 2000. 174 с.

Полозова Л. Г. О характеристике континентальности климата // Изв. Всесоюз. Геогр. общ-ва. 1954. Т. 86. Вып. 5. С. 412—422.

Сазыкин А. М. Гляциальная геоморфология Буреинского нагорья: Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. Владивосток, 1994. 24 с.

Скрыльник Г. П., Скрыльник Т. А. Характеристика континентальности Дальнего Востока // География и палеогеография климатоморфогенеза. Владивосток, 1976. С. 46—51.

Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 1—8. Л.-СПб., 1985—1996.

Сочава В. Б. Растительный покров Буреинского хребта к северу от Дульниканского перевала // Амгунь-Селемджинская экспедиция Академии Наук СССР. Л., 1934. Ч. 1. С. 109—242.

Сочава В. Б. Элементы растительного покрова северного Сихотэ-Алиня и их взаимоотношения // Советская ботаника. 1945. Т. 13. № 1. С. 14—32.

Сочава В. Б. Вопросы классификации растительности, типологии физико-географических фаций и биогеоценозов // Вопросы классификации растительности. Свердловск, 1961. С. 5—22.

Справочник по климату СССР. Л., 1966. Вып. 25. Ч. 2. 312 с.

Справочник по климату СССР. Л., 1968. Вып. 25. Ч. 4. 275 с.

Сурова Н. А. Зимний режим и снежный покров межгорных понижений Нижнего Приамурья (районов, тяготеющих к трассе БАМ) // Локальные контрасты в геосистемах. Владивосток, 1977. С. 136—155.

Флора и растительность хребта Тугурингра (Амурская область). М., 1981. 268 с.

Fosberg F. R. A classification of vegetation for general purposes // Peterkin G. F., comp. guide to the checksheet for IBP areas. IBP Handbook 4. Oxford and Edinburgh, 1967. P. 73—120.

Viereck L. A., Dyrness C. T., Batten A. R., Wenzlick K. J. The Alaska vegetation classification. Portland, Oregon, 1992. 278 p.

SUMMARY

Open woodlands in the taiga-goltsy (subalpine) landscapes of Bureinskoye Highland are composed by *Picea ajanensis* and *Larix cajanderi*. The ecological-phytocoenological classification of the woodland vegetation complexes is given. Four classification ranks are distinguished, the classes of the highest rank being the bog-woodland, the tundra-woodland and the meadow-woodland. Typical relevés are given.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.29(470.324)

© Е. Э. Мучник

ЛИШАЙНИКИ ГОРОДА ВОРОНЕЖА

E. E. MOUTCHNICK. THE LICHENS OF VORONEZH CITY

Воронежский государственный университет

E-mail: eugenia@lichenfield.com

Поступила 19.11.2002

Окончательный вариант получен 11.09.2003

Выявлен видовой состав лишайников г. Воронежа, включающий 108 видов и 8 внутривидовых таксонов. Даны краткий таксономический, биоморфологический и экологический анализы, приведена картосхема распределения лишайников на территории города.

Ключевые слова: лишайники городов, Воронеж.

Изменение состава, структуры лишенофлоры и распределения видов лишайников — явление, отмеченное во всех изученных индустриальных центрах (Le Blanc, De Sloover, 1970; Johnsen, Søchting, 1973; Голубкова, Малышева, 1978; Бязров, 1996, 2002; Малышева, 1996а, б; Пауков, 2001, и др.). Основными причинами обеднения лишенофлоры городов считаются загрязнение воздуха (Laundon, 1973), изменение микроклиматических условий (Rydzak, Krysiak, 1970).

В процессе лишенологического обследования экосистем городов или промышленных зон мы сталкиваемся обычно с целым комплексом воздействий: глобальное и региональное загрязнение; вырубki лесов и рубки ухода; обрезка и формирование крон, побелка стволов деревьев в парках, садах, дендрариях; посадки местных и интродуцированных видов древесных растений; сбор и вывоз валежника; палы; выпас скота; рекреация и засорение; внесение удобрений; привнесение новых субстратов (искусственные «камни» строений). В совокупности все это можно кратко обозначить, как антропогенная трансформация среды, приводящая соответственно к более или менее глубокой антропогенной трансформации лишенофлоры в целом.

Данная работа посвящена изучению лишенофлоры г. Воронежа: выявлению видового состава лишайников и анализу (таксономическому, биоморфологическому, экологическому) полученных данных.

Материал и методика

Город Воронеж расположен на юге зоны Среднерусской лесостепи (51° 40' с. ш. и 39° 12' в. д.), по берегам р. Воронеж в 12 км от впадения ее в р. Дон (География России..., 1998). Р. Воронеж, в долине которой создано Воронежское водохранилище, разделяет город на 2 части. Правобережная часть лежит на юго-восточной окраине Среднерусской возвышенности и представляет собой высокое холмистое плато с абсолютными отметками высот от 100 до 160 м. Левобережная часть распо-

ложена в северо-западной части Окско-Донской равнины, ее рельеф — сглаженная пологоволнистая поверхность, постепенно переходящая в речную террасу (Мильков и др., 1994). Климат города умеренно континентальный. Средняя годовая температура составляет 5.6 °С (минимальная — -38 °С, максимальная — +41 °С); среднее количество осадков за год 554 мм (Климат..., 1986). Промышленные предприятия, транспорт, отопительная и вентиляционная системы жилых домов выбрасывают большое количество тепла, в результате чего повышается температура и становится суше воздух. Климат внутри города зависит от неоднородности рельефа, плотности застройки, высоты зданий, расстояния между ними, ширины улиц, наличия зеленых насаждений и др. (Хрипякова, 1999). Повышенные показатели влажности наблюдаются вдоль побережья Воронежского водохранилища, где располагаются низкотаежная застройка и несколько парковых массивов.

Стационарные источники загрязнения воздуха представлены 434 предприятиями различных отраслей промышленности: теплоэнергетической, машиностроительной, металло- и деревообрабатывающей, пищевой, химической, транспортной и др. (Доклад..., 2001, 2002). Выброс от стационарных источников в 2001 г. составил 15.296 тыс. тонн вредных веществ, выбросы автотранспорта — 130.37 тыс. тонн. Основными поллютантами являются окислы азота, окись углерода, сернистый ангидрид, формальдегид, фенол, толуол, ксилол, бенз(а)пирен, соединение марганца, а также пыль. Площадь зеленых насаждений общего пользования (парки, сады и пр.) составляет 462.5 га. При численности населения 908.9 тыс. человек это дает обеспеченность 5.1 м² зеленых насаждений на одного жителя города (31.9 % от норматива), а с учетом площади лесных массивов зеленой зоны — 11.1 м² на человека, и также не достигает нормы. Пригородные лесные массивы подвергаются чрезмерной рекреации и засорению.

Планомерные лишенологические исследования в г. Воронеже проводились в период с 1990 по 2002 г. маршрутным методом и методом сеточного картографирования. Территория города в пределах официальной городской черты (около 400 км², исключая зеркало Воронежского водохранилища, составляющее около 70 км²) была разбита на квадраты площадью 2.25 км² (170 квадратов и их частей). Во всех квадратах проведены сборы лишайников со всех типов субстрата, общий учет видового разнообразия, учет распространения индикаторных видов 1-й и 2-й групп по методу D. L. Hawksworth (1973). Согласно этому методу, индикаторные виды должны быть широко распространенными в исследуемом районе, хорошо отличаться морфологически от близкородственных видов, произрастать на субстратах, остающихся неизменными в течение довольно длительного времени (при этом субстрат не должен быть редким, чтобы можно было выбрать достаточное количество пробных площадок); быть чувствительными к сернистому ангидриду. Более надежные результаты получаются при использовании для оценки качества воздуха не 1, а 2—4 индикаторных вида. Необходимо учитывать частоту встречаемости видов и состояние талломов. Нами использованы следующие шкалы — встречаемости: 1 — единично, 2 — редко, 3 — довольно часто, 4 — постоянно; жизненности: 1 — полностью деградирующий таллом; 2 — тоже при полном отсутствии или сильной деградации органов репродукции; 3 — сильное запыление, некротические пятна на верхней поверхности, слабое развитие органов репродукции; 4 — таллом нормально развит, верхняя поверхность запылена, наблюдаются некоторые нарушения слоя фотобионта (хлороз), репродуктивные органы в норме; 5 — нормальное состояние таллома, присутствуют вполне развитые органы репродукции. Такие изменения у лишайников, как правило, считаются значимыми при оценке состояния окружающей среды (Малышева, 1995). Проводился также учет наличия или от-

существования видов с более высокими баллами токсикофобности (БТ), чем индикаторные. БТ определены по сводной таблице И. Д. Инсаровой, Г. Э. Инсарова (1989) с учетом специфики загрязнения и географического положения города. Как индикаторы 1-й группы, нами рассматриваются более чувствительные *Pleurosticta acetabulum* и *Physconia distorta* (БТ = 3—4), а также *Anaptychia ciliaris*, *Parmelia tiliacea*, *Phlyctis argena*, *Chaenotheca furfuracea*, *Evernia prunastri* (БТ = 5—6). В качестве индикаторных видов 2-й группы выбраны широко распространенные в регионе среднечувствительные к загрязнению листовые виды: *Parmelia sulcata*, *Hypogymnia physodes*. Несмотря на то что по упомянутой сводной таблице их БТ = 2, для территории лесостепи они выделены нами, как наиболее полно отвечающие критериям метода индикаторных видов.

При обработке лихенологического материала использовались общепринятые методики, проверка определений осуществлялась в лихенологическом Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (С.-Петербург). Результаты обработки материалов частично опубликованы ранее (Мучник, 1996, 1997, 1998, 2000). Гербарные образцы (более 800) хранятся в гербарии кафедры биологии и экологии растений Воронежского государственного университета. Названия лишайников даны по: R. Santesson (1993) с учетом современных изменений по сводке Т. Л. Esslinger, R. S. Egan (1995).

Результаты и обсуждение

Первые сведения о лишайниках современной территории г. Воронежа содержатся в работе М. П. Томина (1926), в которой указывается 46 видов и разновидностей лишайников, из них 16 видов повторно нами не найдены. В основном это чувствительные к загрязнению виды, вероятно исчезнувшие из городских экосистем или же значительно сократившие число местонахождений в черте города.

В результате проведенных нами исследований с учетом имеющихся литературных данных лихенофлора г. Воронежа насчитывает 108 видов и 8 внутривидовых таксонов, согласно системе О. Е. Eriksson, D. L. Hawksworth (1998), относящихся к 45 родам, 20 семействам и группе несовершенных лишайников.

Приводим список выявленных видов лишайников с указанием субстратов и местообитаний: 1 — селитебные местообитания, 2 — дубрава нагорная, 3 — дубрава пойменная, 4 — листовые лесопосадки, 5 — смешанные лесопосадки, 6 — сосновые лесопосадки, 7 — парки, 8 — посадки вдоль улиц, 9 — сады. Название «парк» употребляется в качестве обобщенного для парков, скверов, дендрариев и ботанических садов, как для сообществ «регулируемого природопользования с доминированием социального комплекса над природным» (Григорьевская, 2002).

Поскольку существенных различий в лихенофлоре разных видов тополей, кленов, берез, ив на изученной территории не выявлено, то используются обобщенные названия для следующих видов деревьев: клен — для нескольких видов кленов (остролистный, татарский, полевой и ряд интродуцированных видов); тополь — для тополя черного (преобладающий вид в городе, включая пирамидальную форму), белого и ряда интродуцированных видов; береза — для березы повислой (преобладающий вид) и пушистой; ива — несколько видов древесных ив.

Amandinea punctata (Hoffm.) A. Massal. — на дубе, 2; Томин, 1926; на тополе, 8; на дубе, 3; на дубе, ясене, клене, 2;

Anaptychia ciliaris (L.) Körb. — на дубе, 2; Томин, 1926; на дубе, там же;

- Anizomeridium biforme* (Borrer) R. S. Harris — на тополе, 4;
Arthopyrenia punctiformis (Pers.) A. Massal. — на липе, 2; Томин, 1926;
Arthrosporum populorum A. Massal. — на ясене, 2; Томин, 1926;
Bacidia globulosa (Flörke) Hafellner et V. Wirth — на пне лиственной породы, 7;
B. rubella (Hoffm.) A. Massal. — на березе, 7;
Biatora helvola Körb. ex Hellb. — на ели, 7;
Buellia alboatra (Hoffm.) Th. Fr. — на дубе, 3;
B. disciformis (Fr.) Mudd. — на тополе, 7; на ольхе, 3; на дубе, 2;
Caloplaca cerina (Ehrh. ex Hedw.) Th. Fr. — на лиственной породе, 2; Томин, 1926; на клене, 2; на тополе, 7, 8;
C. citrina (Hoffm.) Th. Fr. — на бетоне, 1;
C. decipiens (Arn.) Blomb. et Forsell — на кирпиче, 1; Томин, 1926; на бетоне, 1; 7;
C. ferruginea (Huds.) Th. Fr. — на бетоне, 7;
C. holocarpa (Hoffm. ex Ach.) Wade — на бетоне, 1; 7; на осине, 2; на осине, на тополе, 5; на тополе, 8;
C. lobulata (Flörke) Hellb. s. str. — на древесине гнилой, 2; Томин, 1926; на осине, 5;
C. saxicola (Hoffm.) Nordin — на бетоне, 7;
Candelaria concolor (Dicks) B. Stein — на тополе, 2; Томин, 1926; на тополе, клене, осине, там же; на тополе, 7;
Candelariella aurella (Hoffm.) Zahlbr. — на бетоне, 7; 1;
C. vitellina (Hoffm.) Müll. Arg. — на бетоне, обработанной древесине строений, тополе, иве, березе, 1; 4; 5; 7; 8;
C. xantostigma (Ach.) Lettau — на дубе, 2; Томин, 1926; на дубе, осине, там же; на древесине гнилой, 1; на груше, 7;
Catinaria atropurpurea (Schaer.) Vězda et Poelt — на осине, 7;
Chaenotheca furfuracea (L.) Tibell — на дубе, 2; Томин, 1926; на дубе, 3;
Chrysothrix candelaris (L.) J. R. Laundon — на иве, яблоне, 2;
Cladonia arbuscula subsp. *mitis* (Sandst.) Ruoss — на почве песчаной, 6;
C. chlorophaea (Flörke ex Sommerf.) Spreng. — на почве песчаной, 2; 7; на березе, 5; на древесине гнилой, почве песчаной, 6;
C. coniocraea (Flörke) Spreng. — на дубе, 2; на почве песчаной, на дубе, катальпе, 7; на почве песчаной, березе, 5; на сосне, 6; на березе, 8;
C. fimbriata (L.) Fr. — на почве песчаной, 7; на валежнике лиственных пород, 2; 3; на почве песчаной, пнях, 6; на почве песчаной, 5; на березе, 8;
C. grayi G. Merr. ex Sandst. — на почве песчаной, 6;
C. macilentata Hoffm. — на пнях сосен, 6; на дубе, 3;
C. parasitica (Hoffm.) Hoffm. — на дубе, 7; 3; 2;
C. phyllophora Hoffm. — на почве песчаной, 5; 6; 7;
C. rangiferina (L.) Weber ex F. H. Wigg. — на почве песчаной, 6;
C. rei Schaer. — на пнях, почве песчаной, 2; 5; 6; 7;
C. subulata (L.) Weber ex F. H. Wigg. — на почве песчаной, 5; 6;
Evernia mesomorpha Nyl. f. *testicola* Sav. — на древесине гнилой, 1; Томин, 1926;
E. prunastri (L.) Ach. — на лиственной породе, 2; Томин, 1926; на дубе, там же; на березе, 5; на иве, дубе, валежнике лиственной породы, 3; на дубе, 7;
Hypocenomyce scalaris (Ach.) M. Choisy — на сосне, 6;
Hypogymnia physodes (L.) Nyl. — на лиственных и хвойных породах, их пнях и валежнике, 2; 3; 4; 5; 6; 7; f. *labrosa* (Ach.) W. Wats. — на сосне, кедро-сосне, 6;
Lecania alexandrae Tomin — на осине, 2; Томин, 1926;

- L. cyrtella* (Ach.) Th. Fr. — на иве, 7;
Lecania dubitans (Nyl.) A. L. Sm. — на осине, 2; Томин, 1926;
L. fuscella (Schaer.) A. Massal. — на липе, 2; Томин, 1926; на дубе, 7;
L. koerberiana J. Lahm. — на осине, 2; Томин, 1926;
Lecanora albella (Pers.) Ach. — на ольхе, березе, 2; Томин, 1926;
L. allophana Nyl. — на осине, 2; Томин, 1926; на осине, там же;
L. argentata (Ach.) Malme — на осине, 2;
L. carpineae (L.) Vain. — на ясене, липе, дубе, 2; Томин, 1926; на ясене, дубе, там же; на дубе, 3; 7; 8; на ясене, иве; 7;
L. chlarotera Nyl. — на осине, 3; f. *crassula* H. Magn. — на дубе, 2; 7; на березе, тополе, 5; 8;
L. dispersa (Pers.) Sommerf. — на бетоне, 1; 7; 9;
L. expallens Ach. — на кедро-сосне, 6; на дубе, 7;
L. hagenii (Ach.) Ach. — на различных субстратах во всех типах местообитаний;
L. hypopta (Ach.) Vain. — на древесине обработанной, 7;
L. populicola (DC.) Duby — на осине, 2; Томин, 1926; на осине, клене, 2;
L. pulicaris (Pers.) Ach. — на дубе, 7;
L. saligna (Schrader.) Zahlbr. — на древесине обработанной, 2; Томин, 1926; на вязе, 2; 4; на дубе, 7; на древесине обработанной, 1;
L. sambuci (Pers.) Nyl. — на ясене, 2; Томин, 1926; на акации желтой, 5;
L. symmicta (Ach.) Ach. — на древесине обработанной, 2; Томин, 1926; на древесине обработанной, 6;
L. varia (Hoffm.) Ach. — на древесине обработанной, 2; Томин, 1926; на сосне, 5; 6;
Lecidella elaeochroma (Ach.) M. Choisy — на дубе, 3; на туе, валежнике сосны, 7;
L. euphorea (Flörke) Hertel — на лиственной породе, 2; Томин, 1926; на дубе, клене, осине, ясене, 7;
Lepraria incana (L.) Ach. — на дубе, 2; 3; на вязе, 4;
Leptorhaphis atomaria (Ach.) Szatala — на лиственной породе, 2; Томин, 1926;
Melanelia exasperata (Not.) Essl. — на дубе, 2; Томин, 1926;
M. glabra (Schaer.) Essl. — на дубе, 2; Томин, 1926;
M. subargentifera (Nyl.) Essl. — на дубе, 2; Томин, 1926; на иве, яблоне, 7; на лещине, 5;
M. subaurifera (Nyl.) Essl. — на дубе, 2; Томин, 1926;
Micarea denigrata (Fr.) Hedl. — на древесине обработанной, 2; Томин, 1926;
M. misella (Nyl.) Hedl. — на древесине гнилой, 7;
Opegrapha varia Pers. — на лиственной породе, 2; Томин, 1926;
Parmelia sulcata Tayl. — на лиственных и хвойных породах, их пнях и валежнике во всех типах местообитаний;
Parmelina tiliacea (Hoffm.) Hale — на дубе, 7;
Parmeliopsis ambigua (Wulfen in Jacq.) Nyl. — на березе, 2;
Peltigera canina (L.) Willd. — на почве песчаной, 2; Томин, 1926;
P. didactyla (With.) J. R. Laundon — на почве песчаной, 5;
P. rufescens (Weiss) Humb. — на мхе, 2;
Pertusaria albescens (Huds) M. Choisy et Werner — на дубе, 7;
Phaeophyscia ciliata (Hoffm.) Moberg — на лиственной породе, 2; Томин, 1926;
P. nigricans (Flörke) Moberg — на осине, 2; Томин, 1926; на различных субстратах во всех типах местообитаний;
P. orbicularis (Neck.) Moberg — на ясене, 2; Томин, 1926; на различных субстратах во всех типах местообитаний;

- Phlyctis argena* (Spreng.) Flot. — на дубе, 3; на дубе, ясене, 2;
Physcia adscendens (Fr.) H. Olivier — на дубе, тополе, 2; 3; на тополе, яблоне, 7;
на березе, иве, клене, тополе, 8; на яблоне, 9;
P. aipolia (Ehrh. ex Humb.) Fűrnr. — на лиственной породе, 2; Томин, 1926;
на осине, 2; 5; на осине, тополе, 7; на тополе, 8;
P. caesia (Hoffm.) Fűrnr. — на бетоне, песчанике, 7;
P. stellaris (L.) Nyl. — на лиственной породе, 2; Томин, 1926; на различных лиственных деревьях во всех типах местообитаний;
P. tenella (Scop.) DC. — на лиственной породе, 2; Томин, 1926; на дубе, осине, 2; 3; на тополе, 5; на вязе, иве, осине, тополе, 7; на груше, яблоне, 9; на иве, осине, тополе, 8;
P. tribacia (Ach.) Nyl. — на дубе, 2; на дубе, клене, тополе, 7; на дубе, иве, клене, тополе, 8;
Physconia distorta (With.) J. R. Laundon — на лиственных деревьях во всех типах местообитаний. Var. *turgida* (Schaer.) Mong. — на ольхе, 2; Томин, 1926; var. *venusta* (Ach.) Nyl. — на лиственной породе, 2; Томин, 1926;
P. enteroxantha (Nyl.) Poelt — на дубе, клене, осине, ясене, 2; на дубе, 3; на иве, 7;
P. grisea (Lam.) Poelt — на дубе, 2; Томин, 1926;
Placynthiella dasaea (Stirt.) Tønsberg — на сосне, 6;
Pleurosticta acetabulum (Neck.) Elix et Lumbsch. — на дубе, 2; Томин, 1926;
на различных лиственных деревьях, 2; 3; 4; 5; 7; 9;
Ramalina pollinaria (Westr.) Ach. — на дубе, 2; Томин, 1926;
Rinodina bischoffii (Hepp.) A. Massal. — на бетоне, 7;
R. exigua (Ach.) Gray — на иве, 3; на тополе, 7;
R. pyrina (Ach.) Arnold — на лиственной породе, 2; Томин, 1926; на тополе, 5;
на яблоне, 7; 9; на березе, 8;
R. septentrionalis Malme — на осине, 7;
R. sophodes (Ach.) A. Massal. — на иве, 8;
Sarcogyne regularis Körb. — на кирпиче, бетоне, 1; 7; 5;
Scoliciosporum chlorococcum (Graewe ex Stenh.) Vězda — на различных субстратах во всех типах местообитаний;
Strangospora deplanata (Almq.) Clauzade et Roux. — на сосне, 6;
S. pinicola (A. Massal.) Körb. — на древесине гнилой, 3;
Tuckermannopsis sepincola (Ehrh.) Ach. — на березе, 5;
Vulpicida pinastri (Scop.) J.-E. Mattsson et Lai — на березе, сосне, пнях, 5;
Xanthoria candelaria (L.) Th. Fr. — на ясене, 2; Томин, 1926; на яблоне, 7;
X. fallax (Hepp.) Arnold — на осине, 2;
X. parietina (L.) Th. Fr. — на различных субстратах во всех типах местообитаний;
X. polycarpa (Hoffm.) Th. Fr. ex Rieber. — на древесине обработанной, 2; Томин, 1926; на тополе, 5; 8; на иве, тополе, 7.

Таксономический анализ изученной лишенофлоры показал, что наибольшим видовым богатством характеризуются семейства *Physciaceae* (21 вид), *Lecanoraceae* (17), *Parmeliaceae* (13), *Cladoniaceae* и *Teloschistaceae* (по 11), *Bacidiaceae* (10). Наибольшее число видов имеют роды *Lecanora* (15 видов), *Cladonia* (11), *Physcia* (6) *Lecania* и *Rinodina* (по 5). Состав ведущих родов и семейств лишайников беднее, чем в Воронежском государственном биосферном заповеднике (ВГБЗ), непосредственно прилегающем к городской черте (Мучник, 1999). За период с 1926 г. исчезли (или резко сократили число местообитаний) 16 видов из 5 родов (*Arthopy-*

renia, *Arthrosporum*, *Leptorhaphis*, *Opegrapha*, *Ramalina*) и 4 семейств (*Catillaria-ceae*, *Naetrocymbaceae*, *Ramalinaceae*, *Roccelaceae*). Эти факты свидетельствуют о некотором обеднении городской лишенофлоры. Кроме того, в лишенофлоре города на первое место в спектре ведущих перемещается сем. *Physciaceae* (в спектре лишенофлоры ВГБЗ оно занимает только 4-е место), повышение статуса которого характерно для многих урбанизированных территорий.

Анализ классов жизненных форм (Голубкова, 1983) показал, что наиболее представлены накипные лишайники (58 видов), листоватых — 35, чешуйчато-кустистых — 11, кустистых — 4 вида. Большинство накипных форм ксерофильны или эвритопны, исключение составляет подгруппа лепрозных, представленная мезофильными лишайниками из родов *Lepraria*, *Phlyctis*, *Chrysotrix*. Среди выявленных жизненных форм мезофиллами являются вздутолопастные неризоидальные представители *Hypogymnia* (*Physodes*) и широколопастные виды *Peltigera*, остальные относятся к рассеченнолопастным ризоидальным (*Parmelia*, *Physcia*, *Phaeophyscia* и др.), группа которых считается эвритопной. Эвритопными в основном являются и чешуйчато-кустистые формы (*Cladonia*), а кустистые (*Anaptychia*, *Evernia*, *Ramalina*) — эпифитами. Таким образом, спектр жизненных форм свидетельствует о мезо-ксерофильном характере лишенофлоры со значительным участием эвритопных форм. Не найдены нами в настоящее время на территории города отмеченные в 1926 г. М. П. Томиным мезофильные листоватые и кустистые лишайники из родов *Peltigera*, *Evernia*, *Ramalina*, что свидетельствует, по-видимому, об усилении ксерофитизации городской среды и деградации лесных местообитаний.

Лишайники г. Воронежа принадлежат к 7 эколого-субстратным группам. Эпифитами, произрастающими на живых деревьях и кустарниках, являются 36 видов, еще 32 вида относятся к эпифито-эпиксилам, осваивающим как кору живых деревьев и кустарников, так и обработанную или обнаженную древесину. Облигатные эпиксилы, обитающих только на древесине, отмечено 3 вида; 5 видов являются эпигеидо-эпиксилами, которые встречаются на гнилой древесине и почве. Таким образом, значительная доля видов лишенофлоры города (76 видов или 70.4 %) в большей или меньшей степени связана с древесным субстратом. Отметим, что число облигатных эпиксилы в лишенофлоре города меньше, чем на территории ВГБЗ (7 видов), что объясняется, по-видимому, интенсивным сбором валежника в лесах зеленой зоны. На почве произрастает 8 видов эпигейных лишайников. На камнях естественного и искусственного происхождения выявлено 6 видов эпилитных лишайников. Группа эврисубстратных лишайников, встречающихся на 3 и более типах субстрата, включает 18 видов; как правило, это наиболее массовые и широко распространенные лишайники накипных или листоватых форм.

Наиболее богат и разнообразен видовой состав лишайников участков естественных дубрав, сохранившихся в черте города (Воронежской нагорной дубравы, Шиловского леса, пойменной дубравы в окрестностях пос. Тенистый), представленный 61 видом. Естественные лесные массивы можно назвать «своеобразными рефугиумами лишенофлоры» (Бязров, 1996), где в особых «экологических микро-нишах» (специфические условия влажности, освещенности и др.) еще сохранились условия для обитания редких в городской черте видов лишайников, таких как *Anaptychia ciliaris*, *Peltigera rufescens*, *Chaenotheca furfuracea*, *Phlyctis argenta* и др.

В крупных парках, дендрариях и ботанических садах, часто включающих элементы естественных растительных сообществ, собран 51 вид, среди которых редкие в городской черте *Bacidia globulosa*, *B. rubella*, *Buellia disciformis*, *Biatora helvola*, *Evernia prunastri*, *Melanelia subargentifera*, *Micarea misella*, *Peltigera didactyla*, *Pertusaria albescens*, *Strangospora deplanata* и др.

В городской черте довольно велики площади лесопосадок, в основном сосновых или с примесью березы, осины, тополя, акации. Видовой состав лишайников этих растительных сообществ сравнительно небогат и насчитывает 38 видов, однако в старовозрастных сосновых посадках встречаются некоторые специфичные виды лишайников. Ценотически они связаны с сосной обыкновенной и березой повислой и являются редкими для городской черты. Это эпифито-эпиксильные *Vulpicida pinastri*, *Placynthiella dasaea*, *Strangospora pinicola* и *Tuckermannopsis sepincola*; эпигейные виды кладоний: *Cladonia arbuscula* subsp. *mitis*, *C. grayi*, *C. rangiferina*, *C. phyllophora*.

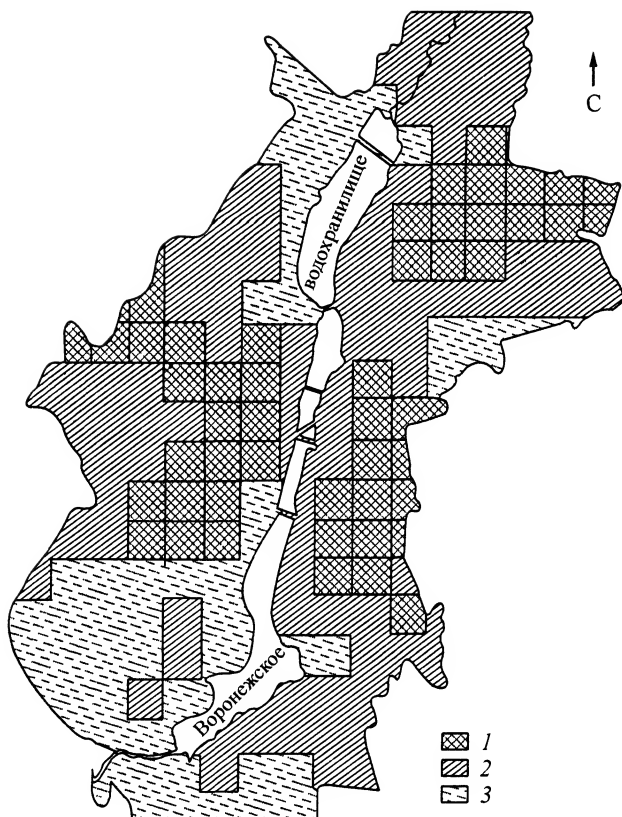
Наименее разнообразен и малоспецифичен видовой состав лишайников посадок во дворах, на садовых участках, вдоль улиц и автотрасс. Здесь отмечено только 32 вида, большинство из них — широко распространенные, очень устойчивые или довольно устойчивые к загрязнению воздуха виды: *Cladonia coniocraea*, *Lecanora hagenii*, *Scoliciosporum chlorococcum*, *Phaeophyscia orbicularis*, *P. nigricans*, *Physcia adscendens*, *P. stellaris*, *Xanthoria parietina* и др. На цементе и бетоне различных строений выявлены *Caloplaca decipiens*, *Candelariella vitellina*, *C. aurella*, *Lecanora dispersa*, *Sarcogyne regularis*.

Для комплексной оценки пространственного размещения лишайников в г. Воронеже и выявления возможностей использования лишайников в целях дополнения существующей системы физико-химического мониторинга (Доклад..., 2001, 2002) была составлена картосхема на основании числа видов выявленных лишайников, наличия индикаторных видов 1-й и 2-й групп, их жизненности и встречаемости в квадратах. Выделено 3 зоны (см. рисунок).

К зоне «А» — сильного антропогенного воздействия, относится 51 квадрат (включая части), или около 30 % территории города (на картосхеме мы сочли возможным выделить ее более четко, разграничив на отдельные квадраты). В каждом квадрате встречено не более 4 видов лишайников, в основном очень устойчивых к загрязнению (вероятно, нитрофильных): *Lecanora hagenii*, *Phaeophyscia orbicularis*, *P. nigricans*; *Scoliciosporum chlorococcum*, *Xanthoria parietina*; индикаторные виды 2-й группы встречаются единично и имеют низкие баллы жизненности (1—2). Зона «А» наиболее представлена в Левобережном и Коминтерновском районах, что в целом совпадает с оценкой экологической обстановки в г. Воронеже с помощью физико-химических методов измерения уровня загрязнения окружающей среды. Именно в этих районах наблюдаются наибольшие концентрации загрязняющих веществ и пыли в воздушной среде (Доклад..., 2001, 2002).

К зоне «В» — зоне среднего антропогенного влияния относятся приблизительно 60 квадратов (включая части), что составляет около 35 % территории города. Общее видовое разнообразие лишайников в квадратах колеблется от 5 до 9, довольно часто встречаются индикаторные виды 2-й группы, баллы жизненности их достигают 3—4. Кроме упомянутых ранее нитрофильных видов и индикаторов 2-й группы здесь отмечены *Xanthoria polycarpa*, *Physcia aipolia*, *Physconia enteroxantha*. Изредка встречаются индикаторные виды 1-й группы с баллами жизненности 2—3. Эта зона более или менее равномерно представлена по районам города, за исключением Железнодорожного р-на, где эта зона преобладает (при этом часть территории ВГБЗ, расположенную в пределах Железнодорожного р-на, мы не рассматривали).

К зоне «С» — зоне умеренного антропогенного влияния относятся 60 квадратов (включая части). Видовое разнообразие лишайников — 10 и более видов в одном квадрате; индикаторные виды 2-й и 1-й групп довольно обычны, жизненность их достигает 4 баллов. Наибольшие площади этой зоны отмечены в Центральном и



Картограмма распределения видового разнообразия лишайников в г. Воронеже.

1 — зона А: 1—4 вида лишайников, индикаторные виды 2-й группы имеют встречаемость 1—2 балла, их жизненность — 1—2 балла; 2 — зона В: 5—9 видов лишайников, индикаторные виды 2-й группы имеют встречаемость — 2—4 балла, их жизненность — 3—4 балла, встречаемость индикаторных видов 1-й группы — 1—2 балла, их жизненность — 1—2 балла; 3 — зона С: 10 и более видов лишайников, встречаемость индикаторных видов 1-й и 2-й групп — не менее 3 баллов, их жизненность — 3—4 (5) баллов.

Советском районах, где сохранились участки естественных лесных массивов. Значительные площади здесь заняты также лесопосадками, парками, дендрариями и ботаническими садами, многие из которых являются памятниками природы (Кадастр..., 2001).

Отметим, что побережья Воронежского водохранилища, поймы рек Воронеж и Дон в пределах городской черты относятся к зонам среднего или умеренного антропогенного влияния. По данным В. Я. Хрипиковой (1999), здесь господствует «бризово-аквальный» тип погоды, характеризующийся повышенной влажностью по сравнению с остальной территорией города. Вероятно, повышение влажности положительно влияет на численность видового состава и состояние талломов лишайников.

Сравнивая флоры лишайников г. Воронежа и ВГБЗ, можно видеть, что лишайнофлора заповедника (129 видов) при небольших количественных отличиях весьма отличается в качественном отношении: гораздо богаче спектр ведущих семейств и родов, сем. *Physciaceae* занимает только 4-е место в спектре ведущих семейств, первые 3 места приходятся на семейства *Cladoniaceae*, *Lecanoraceae* и *Parmeliaceae*. В число ведущих входит сем. *Coniocybaseae*, большинство представителей

которого — виды естественных, неизменных или слабо измененных лесных местообитаний. Индикаторные виды 1-й и 2-й групп на территории заповедника имеют высокие баллы встречаемости и жизненности. Кроме того, в заповеднике произрастают многие листоватые и кустистые виды лишайников с баллами токсикофобности выше 6, отсутствующие в городской черте, например *Platismatia glauca*, *Pseudevernia furfuracea*, *Ramalina fraxinea*, *Usnea hirta*, *U. subfloridana*, *Evernia mesomorpha* и многие другие. Закономерности, выявленные нами для соотношения лишенофлоры города и ближайшей заповедной территории, хорошо согласуются с данными А. В. Пчелкина (2002), который также отмечает больше качественных, чем количественных, различий для аналогичных соотношений.

Таким образом, изменения лишенофлоры г. Воронежа по сравнению с заповедной территорией состоят в следующем: 1) в обеднении видового состава (в основном за счет выпадения наиболее чувствительных к загрязнению видов); 2) выходе на первое место в спектре ведущих сем. *Physciaceae*; 3) в снижении общего количества, показателей жизненности и встречаемости видов с узкой экологической приуроченностью (облигатных эпиксиллов, эпифитов) и увеличении частоты встречаемости малоспецифичных, эврисубстратных видов; 4) в развитии в старовозрастных сосновых посадках напочвенного покрова, характерного для естественных лишайниковых сосняков региона, обедненного вследствие сильной рекреационной нагрузки; 5) в общей ксерофитизации городской лишенофлоры, выпадении некоторых мезофильных кустистых и листоватых видов; при этом повышение уровня влажности оказывает положительное влияние на общую численность видового состава и состояние талломов индикаторных видов в соответствующих местообитаниях.

В целом, как уже отмечалось (Мучник, 1996), следует весьма осторожно подходить к оценке экологической обстановки в г. Воронеже только с помощью лишеноиндикационных исследований. Количество видов лишайников в квадратах сильно варьирует не только в зависимости от уровня загрязнения среды, но и от наличия в квадрате определенного разнообразия субстратов и растительных сообществ (хвойных и лиственных деревьев и кустарников, старовозрастных насаждений, участков естественных лесных массивов или крупных парков), а также микроклиматических условий.

Благодарности

Автор выражает искреннюю благодарность Н. С. Голубковой, Н. В. Малышевой, А. А. Заварзину и Г. П. Урбанавичюсу за помощь в определении лишайников и научные консультации, а также коллекторам И. Ю. Филипповой, Н. Н. Лариной и Н. А. Поляковой, принявшим активное участие в сборах гербария лишайников г. Воронежа.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бязров Л. Г. Видовое разнообразие лишайников г. Москвы // Бюл. МОИП. Сер. биол. 1996. Т. 101. № 3. С. 68—77.
- Бязров Л. Г. Лишайники в экологическом мониторинге. М., 2002. 336 с.
- География России: энциклопедический словарь / Под ред. А. П. Горкина. М., 1998. 800 с.
- Голубкова Н. С. Анализ флоры лишайников Монголии. Л., 1983. 281 с.
- Голубкова Н. С., Малышева Н. В. Влияние роста города на лишайники и лишеноиндикация атмосферных загрязнений // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 8. С. 1145—1154.
- Григорьевская А. Я. Флора города Воронежа. Воронеж, 2000. 200 с.

Доклад о состоянии окружающей среды и природоохранной деятельности города Воронежа в 2000 году. Воронеж, 2001. 44 с.

Доклад о состоянии окружающей среды и природоохранной деятельности города Воронежа в 2001 году. Воронеж, 2002. 48 с.

Инсарова И. Д., Инсаров Г. Э. Сравнительные оценки чувствительности эпифитных лишайников различных видов к загрязнению воздуха // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л., 1989. Т. 12. С. 113—175.

Кадастр особо охраняемых территорий Воронежской области. Воронеж, 2001. 146 с.

Климат Воронежа / Под ред. И. А. Швера, С. А. Павлова. Л., 1986. 104 с.

Малышева Н. В. Об экологической патоморфологии лишайников в окрестностях Санкт-Петербурга // Новости сист. низш. раст. СПб., 1995. С. 78—85.

Малышева Н. В. Биоразнообразие лишайников и оценка экологического состояния парковых ландшафтов с помощью лишайников (на примере парков окрестностей Санкт-Петербурга) // Новости сист. низш. раст. СПб., 1996а. Т. 31. С. 135—137.

Малышева Н. В. Лишайники Санкт-Петербурга. 1. Современная лишенофлора и ее анализ // Бот. журн. 1996б. Т. 81. № 6. С. 23—30.

Мильков Ф. Н., Михно В. Б., Поросенков Ю. В. География Воронежской области. Воронеж, 1994. 130 с.

Мучник Е. Э. Опыт лишеноиндикационных исследований на территории Воронежа // Геоэкологические проблемы устойчивого развития городской среды. Воронеж, 1996. С. 220—223.

Мучник Е. Э. Лишайники ботанического сада ВГУ // Проблемы интродукции и экологии Центрального Черноземья: Сб. науч. тр., посвящ. 60-летию Бот. сада им. проф. Б. М. Козо-Полянского. Воронеж, 1997. С. 56—59.

Мучник Е. Э. Лишайники Воронежской нагорной дубравы // Состояние и проблемы экосистем Среднего Подонья: Сб. науч. тр. Воронеж, 1998. С. 81—87. (Тр. биол. учеб.-науч. центра Воронеж. гос. ун-та «Веневитиново», посвящ. 80-летию биол.-почв. фак-та ВГУ; вып. XI).

Мучник Е. Э. Лишайники // Флора Воронежского заповедника. (Флора и фауна заповедников; вып. 78.) М., 1999. С. 111—125.

Мучник Е. Э. Динамика лишайникового покрова дубрав под воздействием выбросов автотранспорта // Экологический вестник Черноземья. Воронеж, 2000. Вып. 10. С. 72—80.

Пауков А. Г. Лишенофлора урбоэкосистем: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2001. 18 с.

Пчелкин А. В. Распространение лишайников-эпифитов на территории России в естественных условиях и при антропогенном воздействии: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2002. 32 с.

Хрипякова В. Я. Микроклимат большого города // Экологический вестник Черноземья. Экологические проблемы крупного города. Воронеж, 1999. С. 91—98.

Esslinger T. L., Egan R. S. A sixth checklist of the lichen-forming lichenicolous, and allied fungi of the continental United States and Canada // Bryologist. 1995. Vol. 98. N 4. P. 467—549.

Johnsen I., Søchting U. Influence of air pollution on the epiphytic lichen vegetation and bark properties of deciduous trees in the Copenhagen area // Oikos, 1973. Vol. 24. N 3. P. 344—351.

Hawksworth D. L. Mapping studies // Air pollution and lichens / Ed. by B. W. Ferry, M. S. Baddeley, D. L. Hawksworth. London, 1973. P. 38—76.

Laundon J. R. Urban lichen studies // Air pollution and lichens / Ed. by B. W. Ferry, M. S. Baddeley, D. L. Hawksworth. London, 1973. P. 109—123.

Le Blanc F., De Sloover J. Relation between industrialisation and the distribution and growth of epiphytic lichens and mosses in Montreal // Can. J. Bot. 1970. Vol. 48. N 8. P. 1485—1496.

Rydak J., Krysiak K. Lichen flora of Tomaszow Mazowiecki // Vegetatio. 1970. Vol. 21. P. 375—397.

Santesson R. The Lichens and Lichenicolous Fungi of Sweden and Norway. Lund, 1993. 240 p.

SUMMARY

The annotated list of lichens of Voronezh city (Central Chernozem Region, Russia) comprises 108 species belonging to 45 genera, 20 families and a group of imperfect lichens. Brief taxonomic, biomorphological and ecological analyses were made. A map of the lichen species diversity distribution on the town area was drawn up. Main trends of anthropogenic transformations of the town lichen flora were traced.

© Д. С. Бачаров,¹ В. М. Тарбаева,² И. В. Далькэ,¹ Т. К. Головко^{1, 2}

МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКИЕ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СЕМЯН *RHODIOLA ROSEA (CRASSULACEAE)*

D. S. BACHAROV, V. M. TARBAEVA, I. V. DALKE, T. K. GOLOVKO.
MORPHOLOGICAL, ANATOMICAL AND PHYSIOLOGICAL CHARACTERISTICS
OF *RHODIOLA ROSEA (CRASSULACEAE)* SEEDS

¹ Институт биологии Коми НЦ УрО РАН
167982 Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28
Факс (8212)240163

E-mail: golovko@ib.komisc.ru

² Сыктывкарский государственный университет
167005 Сыктывкар, ул. Петрозаводская, 120
Тел. (8212)513672

Поступила 23.07.2003

Окончательный вариант получен 15.10.2003

Выявлена разнокачественность семян *Rhodiola rosea* L. уральского и арктического происхождения. Семена с темноокрашенной семенной кожурой не имели сформированного зародыша, так как эмбриогенез останавливался на глобулярной стадии. У семян со светлой семенной кожурой зародыши отличались по степени сформированности. Раствор гиббереллина в концентрации 50 мл/л стимулировал выход семян из покоя. Раствор колхицина в концентрации 0.04 % вызывал появление проростков, лишенных гипокотила. Скорость дыхания семян варьировала от 400 до 700 мкл O₂/г в сут. Сделано заключение, что образование семян с разным типом покоя способствует продолжительному сохранению жизнеспособности, а следовательно, распространению диаспор.

Ключевые слова. *Rhodiola rosea*, семена (гетероспермия), покой, анатомия, дыхание.

Сведения по биоморфологии семян редких и исчезающих видов растений представляют большой интерес. Для одного из таких видов, родиолы розовой (*Rhodiola rosea* L.), подробно описаны форма, поверхность, спектр окраски и размеры семян (Андреева и др., 1987; Нухимовский и др., 1987). По степени зрелости и способности к прорастанию выделены следующие группы семян: 1) не имеющие покоя; 2) находящиеся в состоянии физического покоя, обусловленного водонепроницаемостью семенных оболочек; 3) находящиеся в физиологическом покое, вызванном недоразвитием зародыша; 4) находящиеся в состоянии комбинированного покоя вследствие недоразвития зародыша и водонепроницаемости семенных оболочек. Выказано предположение, что разнокачественность семян по типам покоя определяется главным образом погодными условиями в период их формирования и созревания (Фролов, Полетаева, 1998).

О типе покоя можно судить по внешнему виду семени — окраске семенной кожуры, которая у родиолы розовой варьирует от светло-желтой до темно-коричневой, почти черной. Более полную оценку состояния семян можно получить на основе детального анатомического и физиологического изучения. Сведения об анатомо-физиологических особенностях семян родиолы розовой в литературе единичны (Мандрик, Голышкин, 1973).

Цель настоящей работы — изучение морфологии, анатомии, всхожести и дыхательной активности семян *Rhodiola rosea*.

Материал и методика

В работе использовали семена *Rhodiola rosea* L. сбора 1999 и 2000 гг. с растений уральского (бассейн рек Торговая, Кожим) и арктического происхождения (архи-

пелаг Новая Земля), длительно (5 лет) выращиваемых в коллекционном питомнике вблизи г. Сыктывкара (подзона средней тайги).

Анатомию семян изучали по стандартной методике (Паушева, 1974). Сухие семена фиксировали в 70 %-м спирте. Срезы толщиной 3—5 мкм получали на санном микротоме (МС-2, Россия). Анатомическое изучение семян было проведено в 20-кратной повторности.

Семена проращивали спустя 1, 2 и 3 года в чашках Петри по 100 шт. в 3-кратной повторности. При учете всхожести визуально отмечали цвет семенной кожуры. Замачивание семян в растворах, стимулирующих прорастание (гиббереллин и колхицин), проводили в течение 1 сут. После этого семена промывали и перекладывали в чашки Петри.

Дыхание семян, собранных в разные сезоны в природных популяциях, определяли в мае 1998 г. по поглощению O_2 манометрически. Использовали семена растений из окрестностей г. Воркуты (образец 1, сбор 1985 г.), а также уральские (образцы 2, 3 1991 и 1998 гг. соответственно). Семена после сбора хранили в сухом прохладном месте.

Результаты и обсуждение

Семена родиолы розовой — обратнойцевидной, яйцевидной, удлинненно-яйцевидной или ланцетной формы, длиной 1.7—1.8 мм и шириной 0.5—0.6 мм. Семена растений арктического происхождения имеют большую ширину вследствие большей толщины семенной кожуры и большего объема зародыша (табл. 1).

Семенная кожура имеет типичное для представителей сем. *Crassulaceae* строение и является продуктом преобразования внутреннего и наружного интегументов (рис. 1, А). В халазальной области между слоями интегумента отмечается рыхлая крупноклеточная паренхима, в образовании которой принимают участие оба интегумента. В паренхиме присутствуют воздухоносные полости, которые уменьшают удельную массу семян и способствуют их лучшему распространению. В ряде случаев семена имеют крыло. На халазальном конце семени отчетливо видны остатки проводящего пучка. Клетки обоих интегументов заполнены танинами. Клетки внутренней эпидермы внутреннего интегумента имеют коричневые, слегка утолщенные периклиальные стенки; радиальные стенки тонкие, просветы клеток сжа-

ТАБЛИЦА 1

Показатели размеров семян растений *Rhodiola rosea* уральского и арктического происхождения

Показатели	1	2
Длина, мкм		
семя	1810.5 ± 133.7	1715.4 ± 95.1
зародыш	1345 ± 40.2	1403 ± 66.4
семядоли	516 ± 42.7	733 ± 48.7*
гипокотиль	608 ± 23.2	670 ± 58.7
Толщина, мкм		
семя	521 ± 10.6	639 ± 31.4*
семенная оболочка	23.7 ± 1.8	36.3 ± 2.7*

Примечание. 1 — уральское происхождение, 2 — арктическое; * — разница между 1 и 2 достоверна при уровне значимости $P \leq 0.99$.

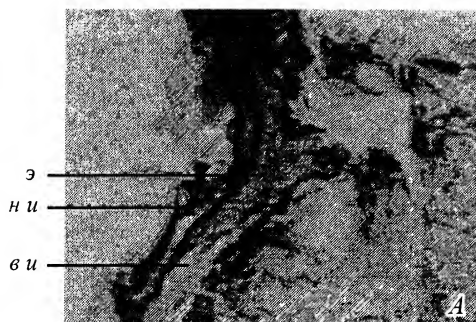


Рис. 1. Строение семени *Rhodiola rosea*.

А — верхушка семени, Б — апекс побега, В — зародышевый корешок; а п — апекс побега, в и — внутренний интегумент, к — калиптроген, н и — наружный интегумент, пк — прокамбий, с — семядоля, э — эндосперм. Увеличение $\times 44$.

ты, границы отдельных клеток просматриваются лишь в редких случаях. Они сливаются в сплошной пигментированный слой. Клетки внутренней эпидермы наружного интегумента и наружной эпидермы внутреннего интегумента полностью сплюснены.

Зародыш линейный, прямой, состоит из 2 семядолей и заключенного между ними апекса побега, гипокотилия и зародышевого корешка, у которого различимы корневая меристема и корневой чехлик. Зародышевой корешок развит слабо (рис. 1, Б, В). Эпидерма зародыша сложена одним слоем мелких, плотно прилегающих друг к другу клеток, лишенных запасных питательных веществ. В семядолях проходит по одному прокамбиальному тяжу.

В семенах с темной кожурой, собранных в 1999 г. с растений уральского происхождения, эмбриогенез остановился на глобулярной стадии. В отличие от темноокрашенных большинство светлоокрашенных семян имеют хорошо сформированный зародыш (рис. 1). Среди светлоокрашенных встречаются также семена с менее развитым зародышем, но хорошо обособленными семядолями. Эти семена находились на стадии формирования прокамбия в зародыше.

Опыты по проращиванию показали, что семена сбора 1999 г. спустя 2 года имели всхожесть 40 и 20 % соответственно для растений уральского (Торговая) и арктического происхождения (архипелаг Новая Земля) (рис. 2). При этом все проросшие семена были светло-коричневыми. Спустя 3 года проросло всего 3—5 % семян, все имели темную кожуру.

Спустя 1 год количество всхожих семян сбора 2000 г. варьировало в пределах 20—37 %. Более высокой всхожестью характеризовались семена, полученные с растений уральского происхождения. Все проросшие семена были светлой окрас-

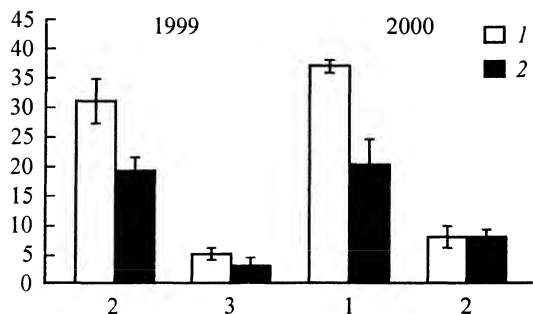


Рис. 2. Всхожесть семян *Rhodiola rosea* сбора 1999 и 2000 гг. в зависимости от срока хранения.

1 — растения уральского происхождения, 2 — растения арктического происхождения. По оси абсцисс — срок хранения семян, годы; по оси ординат — всхожесть, %.

ки. Спустя 2 года после сбора проросло только 8 % семян, все имели темноокрашенную кожуру.

Прорастание семян родиолы розовой чувствительно к свету (рис. 3). На свету скорость прорастания и всхожесть семян были в 1.5—2 раза выше, чем в темноте. Особенно четко эта закономерность проявлялась через 10—15 сут проращивания.

Положительное влияние на прорастание семян оказывал гиббереллин (табл. 2). Семена с уральских растений, обработанные ГК в концентрации 50 мл/л, имели 100 %-ю всхожесть. Все другие используемые концентрации ГК также повышали и ускоряли прорастание, но в меньшей степени. Так, через 10 сут число проросших семян среди обработанных ГК было в 3—4 раза больше, чем в контроле. Через 5 сут. ГК в концентрации 50 мл/л и выше усиливала прорастание в 5—6 раз.

Раствор колхицина в концентрации 0.04 %, рекомендованный для ускорения проращивания (Крокер, Бартон, 1955), не оказал стимулирующего влияния. Колхицин вызвал появление мутантных проростков, лишенных гипокотили (рис. 4). Способность прорасти без участия гипокотили можно объяснить наличием таблитчатых клеток в семядолях, способствующих при набухании выталкиванию зародыша из семени (Николаева и др., 1999).

Изучение дыхания семян растений из природных популяций после длительного хранения показало, что все образцы были способны поглощать O_2 , но с очень низкой скоростью (рис. 5). При этом у семян, собранных на Приполярном Урале в 1991 г., дыхательная способность была выше, чем у семян более позднего сбора.

Итак, нами установлено, что семена родиолы розовой, собранные с растений уральского и арктического происхождения, отличаются по анатомо-морфологическим признакам и всхожести. Всхожесть семян арктических растений с более толстой семенной оболочкой и крупными семядолями была ниже по сравнению с всхожестью уральских семян. Темноокрашенные семена не имели сформированного зародыша, их эмбриогенез останавливался на глобулярной стадии. В результате этого семена не прорастали даже спустя 1 год после сбора. Можно полагать, что они находились в глубоком (органическом) покое. У темных семян в семенной

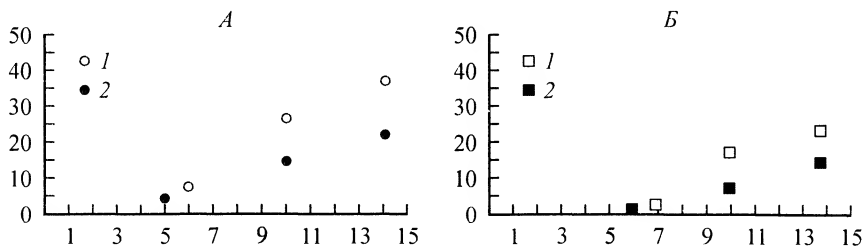


Рис. 3. Динамика прорастания семян *Rhodiola rosea* уральской (А) и арктической группы (Б) на свету (1) и в темноте (2).

По оси абсцисс — время прорастания, сут; по оси ординат — всхожесть, %.

ТАБЛИЦА 2

Влияние гиббереллина (ГК) на прорастание семян, %

Продолжи- тельность, сут	Концентрация ГК, мл/л					
	0	10	50	100	300	500
5	4 ± 2	5 ± 1.5	25 ± 3.7	19 ± 2.5	27 ± 3	25 ± 2
10	22 ± 2.2	63 ± 1.1	87 ± 2.1	76 ± 0.4	77 ± 2.2	76 ± 2.1
14	31 ± 3.7	84 ± 1.1	100 ± 0.8	81 ± 1.7	74 ± 1.5	84 ± 1

кожуры накапливается значительное количество дубильных веществ, препятствующих диффузии газов к зародышу. Считается, что такие семена находятся в состоянии комбинированного покоя (Мандрик, Голышкин, 1993). В созревших семенах желтого цвета семенная кожура представлена клетками, практически лишенными танинов и легко проницаемыми для газов (Николаева и др., 1999). Наши данные свидетельствуют о неоднородности светлоокрашенных семян родиолы розовой по сформированности зародыша. Часть семян находилась на стадии дифференциации прокамбия в зародыше. Покой таких семян можно отнести к морфофизиологическому типу.

Характерная для большинства северных растений недоразвитость или выраженная несформированность зародыша, по-видимому, способствует большей продолжительности периода покоя. В результате семена северных популяций дольше сохраняют всхожесть. По сведениям некоторых авторов (Ким, Днепровский, 1973; Мандрик, Голышкин, 1973), семена родиолы из южных районов сохраняют всхожесть меньше года. Наши данные показывают, что семена северных популяций дольше сохраняют способность к прорастанию, хотя в целом имеют сравнительно низкую всхожесть. Судя по результатам определения дыхания, даже после многолетнего хранения семена родиолы проявляют признаки жизни. По имеющимся в литературе отдельным сведениям, семена родиолы розовой могут сохранять жизнеспособность до 8 лет (Андреева и др., 1987).

Наши данные показывают, что степень зрелости и тип покоя семян родиолы розовой зависят от происхождения и погодных условий во время развития. Так, в период формирования семян (июль—август) среднемесячная температура 2000 г. была на 3 °C выше по сравнению с 1999 г. и на 4 °C выше, чем среднемультилетние величины. По количеству осадков

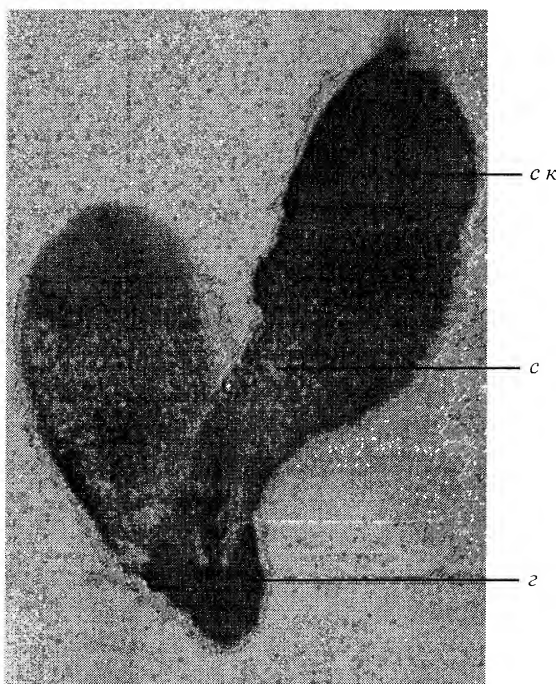


Рис. 4. Проросток *Rhodiola rosea* без гипокотыля.

з — редуцированный гипокотыль, с — семядоля, с к — семенная кожура. Увеличение ×3.5.

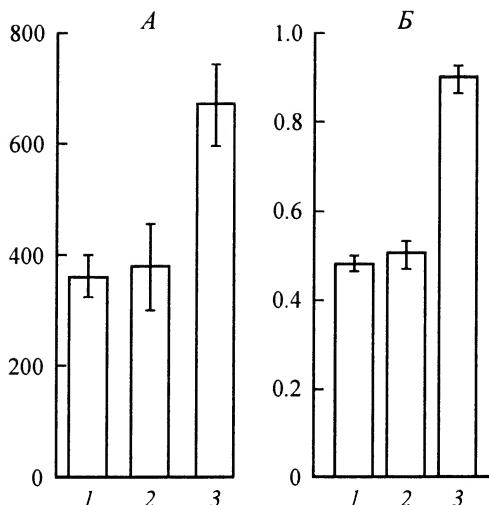


Рис. 5. Дыхание семян *Rhodiola rosea* разного происхождения.

По оси абсцисс — места сбора: 1 — г. Воркута, сбор 1985 г.; 2 — Приполярный Урал (Николай Шор), сбор 1997 г.; 3 — Приполярный Урал (Николай Шор), сбор 1991 г. По оси ординат — интенсивность дыхания, мкл O₂/г семян в сут (А) и затраты дыхательного субстрата на дыхание, мг (CH₂O)_{1/2}/г семян в сут (Б). Измерения дыхания проведены в мае 1998 г. при $t = 20^{\circ}\text{C}$.

1999 г. отличался засушливой первой половиной вегетации, в 2000 г. засушливое время пришлось на вторую половину вегетации. Таким образом, семена сбора 2000 г. развивались в более теплый и сухой период по сравнению с семенами сбора 1999 г. Предположение о том, что в теплый вегетационный

период формируются семена с коротким периодом покоя, подтверждается данными по интенсивности дыхания. Так, семена образцов 2 и 3, собранные на Урале в разные по погодным условиям годы, отличались по скорости поглощения O₂. Интенсивнее дышали семена образца 2, собранные в теплом 1991 г. Расчеты показывают, что такие семена при хранении могут расходовать на дыхание до 1 мг глюкозы/г сухих семян за сут. Запасные пластические вещества семян родиолы представлены в основном липидами (Мандрик, Голышкин, 1973). При скорости дыхания 600—700 мкл O₂/г семян в сут запасные вещества могут быть расходованы примерно за 5 лет хранения. Для длительного хранения целесообразнее использовать семена, находящиеся в состоянии глубокого покоя. Такие семена расходуют запасные вещества более экономно.

Таким образом, выявлена разнокачественность семян по анатомо-морфологическим и физиологическим признакам у *Rhodiola rosea* L. — исчезающего вида. Анатомическое строение семян растений разного происхождения различается. Семена с темной кожурой не имели сформированного зародыша, а со светлой — различались по степени сформированности зародыша. Раствор гиббереллина стимулирует выход семян из периода покоя. Концентрация раствора ГК, составляющая 50 мл/л, является оптимальной для прорастания семян с различным типом покоя. Образование семян с разным типом покоя способствует продолжительному сохранению жизнеспособности, а следовательно, распространению диаспор.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Федеральной целевой программы «Интеграция науки и высшего образования» (проекты № А0010 и Б0084/1318).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреева В. Н., Похилько А. А., Царева В. Т. Биологическая флора Мурманской области. Апатиты, 1987. С. 21—29.

Ким Е. Ф., Днепровский Ю. М. Морфолого-биологические особенности семян золотого корня // Успехи изучения лекарственных растений Сибири. Томск, 1973. С. 52—55.

- Крокер В., Бартон Л. В. Физиология семян. М., 1955. 399 с.
 Николаева М. Г., Лянгузова И. В., Поздова Л. М. Биология семян. СПб., 1999. 232 с.
 Нухимовский Е. Л., Юрцева Н. С., Юрцев В. Н. Биоморфологические особенности *Rhodiola rosea* L. при выращивании (Московская область) // Раст. ресурсы. 1987. Т. 23. Вып. 4. С. 489—501.
 Мандрик В. Ю., Голышкин Л. В. Эмбриологическое исследование некоторых видов сем. *Crassulaceae* // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 2. С. 263—272.
 Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. М., 1974. 228 с.
 Фролов Ю. М., Полетаева И. И. Родиола розовая на Европейском Северо-Востоке. Екатеринбург, 1998. 102 с.

SUMMARY

The difference between *Rhodiola rosea* seeds from the Ural and the Arctic populations is revealed. Seeds with a dark testa had an immature embryo, as their embryo genesis stopped at the globular stage. The embryos of seeds with a light testa differed in a degree of their formation. Gibberellin solution of 50 ml/l concentration stimulated germination of the seeds. Colchicine solution of 0.04 % concentration caused emergence of seedlings without hypocotyl. Seed respiration rate varied from 400 to 700 $\mu\text{l O}_2/\text{g}$ per day. It was concluded that formation of seeds with various types of dormancy favours longer viability, and consequently distribution of diaspores.

УДК 581.162.41

Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 4

© В. Н. Годин

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПЫЛЦЫ *PENTAPHYLLOIDES FRUTICOSA* (ROSACEAE) В СВЯЗИ С ПОЛОВОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЕЙ

V. N. GODIN. BIOLOGICAL CHARACTERS OF *PENTAPHYLLOIDES FRUTICOSA* (ROSACEAE) POLLEN IN THE CONTEXT OF SEX DIFFERENTIATION

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
 630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
 Факс (3832) 30-19-96
 E-mail: gvn@csbg.nsc.ru
 Поступила 18.06.2003

Окончательный вариант получен 22.09.2003

Изучены фертильность и жизнеспособность пыльцы, а также длина пыльцевых трубок в разных типах популяций у особей *Pentaphylloides fruticosa* разного полового статуса при интродукции в условиях лесостепи Западной Сибири. Оптимальной искусственной средой для прорастивания пыльцы является 1 %-й раствор агар-агара с добавлением 15 %-й сахарозы. Длина пыльцевых трубок варьировала от 40 до 798 мкм. Фертильность пыльцы, составившая 83—93 %, была выше ее жизнеспособности (41—70 %). С помощью иерархического дисперсионного анализа показано, что биологические особенности пыльцы *P. fruticosa* не зависят от типа популяции (моноэцичные или триэцичные) и половой формы особи (мужские или обоеполые).

Ключевые слова: *Pentaphylloides fruticosa*, пыльца, жизнеспособность, фертильность.

Эффективность опыления и нормальное протекание процессов оплодотворения во многом зависят от состояния пыльцы перед моментом цветения и ее жизнеспособности. Изучение биологии пыльцы особенно актуально в случае существования у вида различных внутривидовых единиц (подвидов, половых форм и т. д.). Последние могут иметь различные системы размножения и быть репродуктивно изолированы друг от друга за счет различий по биологическим особенностям пыль-

цы (Грант, 1984). В качестве объекта исследований выбран *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz — энтомофильный кустарник из сем. *Rosaceae*. Наши исследования в естественных условиях Горного Алтая показали, что у *P. fruticosa* выделяется 2 типа популяций: моноэичные и триэичные (Годин, 2002). Моноэичные популяции состоят из одного типа особей, образующих только обоеполые цветки (гермафродитные растения). Триэичные популяции образованы 3 половыми формами — мужскими, женскими и обоеполыми растениями, каждому из которых соответствует свой тип цветка. Пыльцу у *P. fruticosa* образуют только мужские и обоеполые цветки, а в женских цветках тычинки превратились в стаминодии. При интродукции наблюдается аналогичная половая дифференциация популяций, растений и цветков *P. fruticosa*.

В литературе сведения по биологии пыльцы *P. fruticosa* немногочисленны. Прорастанию пыльцы посвящена работа Т. В. Савченко и В. М. Триль (1994). Однако авторы не указывают состава искусственной питательной среды и половой тип цветков, из которых брали пыльцу для проращивания. В связи с этим целью данной работы было изучение биологических особенностей пыльцы *P. fruticosa* в зависимости от половой дифференциации.

Материал и методика

Исследования проводили с 1997 по 2000 г. на экспериментальном участке, на котором представлены образцы растений природных популяций Горного Алтая. Исходный посадочный материал для интродукции собран в следующих сообществах: 1) пятилистниково-разнотравно-злаковая луговая степь, общее проективное покрытие (ОПП) — 100 %, проективное покрытие (ПП) *P. fruticosa* — 30 % (Усть-Коксинский р-н, окрестности с. Усть-Кан, высота над ур. м. — 1000 м); 2) редкостойный лиственничный кустарниково-разнотравно-злаковый лес, ОПП — 80 %, ПП *P. fruticosa* — 65—70 % (Усть-Коксинский р-н, Теректинский хр., высота над ур. м. — 1200—1300 м); 3) прирусловый еловый кустарниковый разнотравно-злаковый лес, ОПП — 100 %, ПП *P. fruticosa* — 50 % (Шебалинский р-н, окрестности с. Топучая, Семинский хр., высота над ур. м. — 1200 м); 4) лесной суходольный пятилистниково-злаково-разнотравный луг, ОПП — 70 %, ПП *P. fruticosa* — 30 % (Кош-Агачский р-н, окрестности с. Курай, высота над ур. м. — 1700—1800 м); 5) субальпийский кустарниково-разнотравно-манжетковый луг, ОПП — 100 %, ПП *P. fruticosa* — 30 % (Кош-Агачский р-н, окрестности с. Курай, высота над ур. м. — 2200 м); 6) лиственничный кустарниково-разнотравно-мятликовый лес по степному каменистому склону, ОПП — 35—40 %, ПП *P. fruticosa* — 20—25 % (Кош-Агачский р-н, окрестности с. Кокоря, хр. Чихачева, высота над ур. м. — 2200 м).

Для определения качества пыльцы использовали 2 метода: окрашивание ацетокармином и проращивание на искусственной питательной среде (Паушева, 1974). Фертильные пыльцевые зерна окрашиваются ацетокармином в густой, карминово-красный цвет, а стерильные остаются неокрашенными или окрашиваются неравномерно. Для приготовления препаратов пыльцы использовали по 5 наиболее зрелых пыльников из каждого цветка. Препарат изучали под микроскопом МБИ-3 при увеличении 7×40 . Подсчет пыльцевых зерен проводился в 50 полях зрения. Определение размеров пыльцевых зерен проводили на тех же препаратах. Для измерения брали по 20 фертильных и стерильных пыльцевых зерен из одного цветка. Измерение проводили с помощью окуляра-микрометра при увеличении 7×40 .

Свежесобранную пыльцу проращивали на искусственной питательной среде во влажной камере по методике И. Н. Голубинского (1974). Для посева использовали пыльцу, взятую из 5 цветков в средней части куста с южной или юго-западной сторон растения. Качество пыльцы изучено в 3 моноэцичных и 3 триэцичных популяциях. В каждой популяции анализировали по 5 мужских и обоеполюх особей. В качестве питательной среды использовался 1 %-ный раствор агар-агара с добавлением сахарозы (15 %-ный раствор). Посев производили с помощью кисточки в 16 повторностях. Пыльцу проращивали при температуре среды 22—24 °С. Прорастание и длину пыльцевой трубки определяли с помощью окуляра-микрометра под микроскопом МБИ-3 при увеличении 7×30 через 24 ч после посева. Пыльцу считали проросшей, если длина ее пыльцевой трубки была не меньше диаметра пыльцевого зерна. Прорастание пыльцы определяли путем подсчета проросших пыльцевых зерен в 16 полях зрения. Определение длины пыльцевой трубки проводили на 100 проросших пыльцевых зернах в каждой популяции.

Все биометрические данные были обработаны методами вариационной статистики (Зайцев, 1984; Шмидт, 1984) с помощью пакета прикладных статистических программ «Excel 7.0» и «Statistica 6.0». Для каждого изучаемого параметра определяли пределы варьирования признака (min—max), среднее арифметическое значение ($\bar{M}$), ошибка репрезентативности среднего (m), коэффициент вариации (V).

Для изучения структуры изменчивости признаков использовали иерархический дисперсионный анализ (Рокицкий, 1967). Он наиболее полно соответствует структуре изучаемого материала, который можно представить в виде схемы: тип популяции—половая форма—популяция—растение—цветок. На нижнем уровне оценивали изменчивость признаков в пределах цветка и растения, далее — различия между особями в популяции и популяциями, наконец, на верхних уровнях дисперсионного комплекса оценивали различия между разными половыми формами и типами популяций. Путем разложения значений средних квадратов были получены дисперсии, обусловленные влиянием изучаемых факторов, и вычислены доли влияния этих факторов в структуре изменчивости признаков. Долю влияния оценивали с учетом замечаний В. Ю. Урбаха (1964).

Результаты и обсуждение

Известно, что использование метода проращивания для определения жизнеспособности пыльцы любых видов сопряжено с большими трудностями. Важнейшее значение имеет выбор оптимальной искусственной среды. Поэтому в начале работы с пыльцой нами изучена зависимость прорастания пыльцевых зерен от наполнителя и концентрации сахарозы в искусственной среде. Первоначально посевы свежей пыльцы производили как на агаризованные, так и на желатиновые растворы сахарозы. Обнаружено более высокое прорастание на агаризованных средах по сравнению с желатиновыми.

Оптимальную концентрацию сахарозы в искусственной среде также устанавливали в результате опытов. Раствор сахарозы, в котором было получено наиболее высокое прорастание пыльцевых зерен, в дальнейшем применялся в качестве оптимальной искусственной среды (рис. 1). Как показали наши исследования, наиболее оптимальной средой для проращивания пыльцы *P. fruticosa* является питательная среда, содержащая 15 % сахарозы и 1 % агар-агара. В дальнейшем искусственную среду именно такого состава использовали для исследований.

Изучено качество пыльцы обоеполюх и мужских цветков триэцичных популяций и обоеполюх цветков моноэцичных популяций (табл. 1, 2). Фертильность

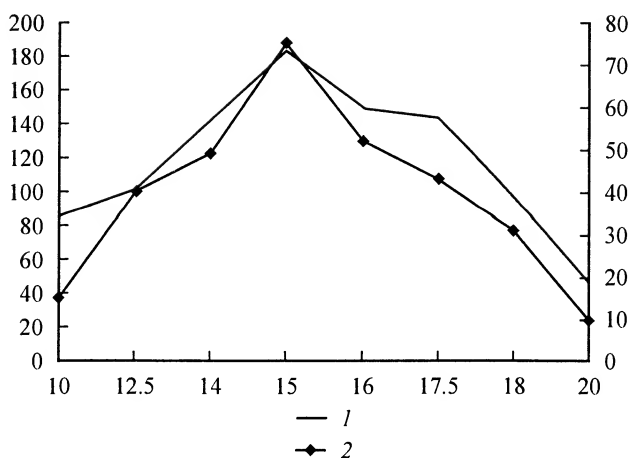


Рис. 1. Зависимость длины пыльцевой трубки и жизнеспособность пыльцы *Pentaptychoides fruticosus* от состава искусственной питательной среды.

1 — длина пыльцевой трубки, 2 — жизнеспособность пыльцы. По оси абсцисс — состав питательной среды; по левой оси ординат — длина пыльцевой трубки, мкм; по правой оси ординат — жизнеспособность пыльцы, %.

пыльцы, определенная с помощью окрашивания ацетокармином, в разных популяциях колеблется от 83.1 до 93.1 %. Не наблюдалось различий по фертильности пыльцы мужских и обоеполых цветков триэцичных популяций.

Длина пыльцевых трубок обоеполых цветков моноэцичных популяций варьирует от 40 до 798 мкм. В триэцичных популяциях у мужских цветков длина пыльцевых трубок изменяется от 40 до 741 мкм, у обоеполых — от 51.3 до 598.5 мкм. Большая изменчивость данного признака соответствует высокому уровню варьирования (от 21 до 45 %). В соответствии с классификацией С. А. Мамаева (1973) это указывает на значительную фенотипическую подвижность этого признака. Сравнение длины пыльцевых трубок, образуемых пыльцевыми зернами цветков разного полового типа, показывает, что не наблюдается зависимости между длиной пыльцевой трубки и половым типом цветка. Длина пыльцевых трубок, образуемых

ТАБЛИЦА 1

Длина пыльцевой трубки, фертильность и прорастание пыльцы обоеполых цветков моноэцичных популяций

Популяции	Длина пыльцевой трубки, мкм	Фертильность, %	Прорастание пыльцы, %
Усть-Канская			
min—max	39.9—199.5	59.9—99.4	61.2—82.3
$M \pm m$	90.7 ± 2.5	90.0 ± 3.1	69.9 ± 2.1
V, %	34.4	13.3	8.2
Теректинская			
min—max	74.1—461.7	63.4—98.5	58.2—79.4
$M \pm m$	242.7 ± 10.3	87.8 ± 2.1	63.3 ± 2.8
V, %	43.2	9.4	12.8
Курайская-1			
min—max	62.7—798.0	35.2—98.9	58.2—75.6
$M \pm m$	306.2 ± 14.4	87.6 ± 2.7	65.4 ± 3.6
V, %	43.7	19.0	14.1

ТАБЛИЦА 2

Длина пыльцевой трубки, фертильность и прорастание пыльцы мужских и обоеполых цветков триэцичных популяций

Популяции	Половая форма	Длина пыльцевой трубки, мкм	Фертильность, %	Прорастание пыльцы, %
Чихачевская				
	min—max			
	о	51.3—598.5	67.9—98.2	48.8—78.8
	м	74.1—741.0	79.4—86.5	41.9—72.7
	M ± m			
	о	243.3 ± 13.4	91.5 ± 2.3	65.3 ± 2.8
Курайская-2				
	min—max			
	о	292.7 ± 16.2	83.1 ± 1.8	61.5 ± 2.7
	м			
	V, %	44.0	8.8	14.4
	м	44.0	2.6	14.7
Семинская				
	min—max			
	о	2.346	2.867	0.972
	м			
	V, %	44.0	8.8	14.4
	м	44.0	2.6	14.7
Курайская-2				
	min—max			
	о	51.3—193.8	73.4—97.3	48.9—78.5
	м	39.9—342.0	78.4—96.1	43.2—75.0
	M ± m			
	о	124.7 ± 2.1	91.1 ± 1.9	64.9 ± 2.9
Семинская				
	min—max			
	о	147.9 ± 5.1	92.1 ± 1.9	62.0 ± 2.8
	м			
	V, %	20.8	7.1	14.7
	м	45.0	6.1	15.0
Курайская-2				
	min—max			
	о	4.229*	0.373	0.717
	м			
	V, %	40.1	7.1	18.6
	м	33.8	8.6	22.7
Семинская				
	min—max			
	о	57.0—370.5	75.3—97.3	42.7—65.2
	м	57.0—313.5	67.9—99.1	33.0—51.8
	M ± m			
	о	154.1 ± 5.4	87.4 ± 2.1	49.4 ± 4.6
Курайская-2				
	min—max			
	о	174.9 ± 5.9	93.1 ± 2.2	41.3 ± 2.7
	м			
	V, %	40.1	7.1	18.6
	м	33.8	8.6	22.7
Семинская				
	min—max			
	о	2.615	1.900	3.400*
	м			
	V, %	40.1	7.1	18.6
	м	33.8	8.6	22.7

Примечание. * — достоверные различия (при $P < 0.05$) по критерию Стьюдента.

пыльцевыми зернами обоеполых цветков, может быть как больше, так и меньше длины пыльцевых трубок мужских цветков (табл. 1, 2).

Процент прорастания пыльцы на питательной среде варьирует от 63 до 70 % в моноэцичных популяциях и от 41 до 65 % в триэцичных популяциях. Изменчивость данного признака у растений разного полового типа колеблется от 8.2 до 22.7 %. Сопоставление доли проросшей пыльцы у мужских и обоеполых цветков показывает, что различий по данному признаку между цветками разного полового типа не наблюдается. Установлено, что все изученные растения разных популяций при интродукции характеризуются довольно высоким уровнем фертильности пыльцы и вместе с тем более низкой ее способностью прорасти на искусственной среде (табл. 1, 2). Подобная ситуация многими авторами объясняется качеством питательных сред и тем, что данный метод имеет низкую, не зависящую от величины выборки, точность опыта (Голубинский, 1974; Тихменев, 1975).

Прорастание пыльцевых трубок начиналось через 30—40 мин после высева пыльцы на питательную среду. Общая продолжительность прорастания пыльцы у *P. fruticosa* составляет около 8—9 ч. У большинства пыльцевых зерен образовывалось по одной пыльцевой трубке. Иногда наблюдались случаи развития 2 пыльцевых трубок у одного пыльцевого зерна, одна из которых оставалась очень короткой (не более диаметра пыльцевого зерна). Из других аномалий прорастания пыль-

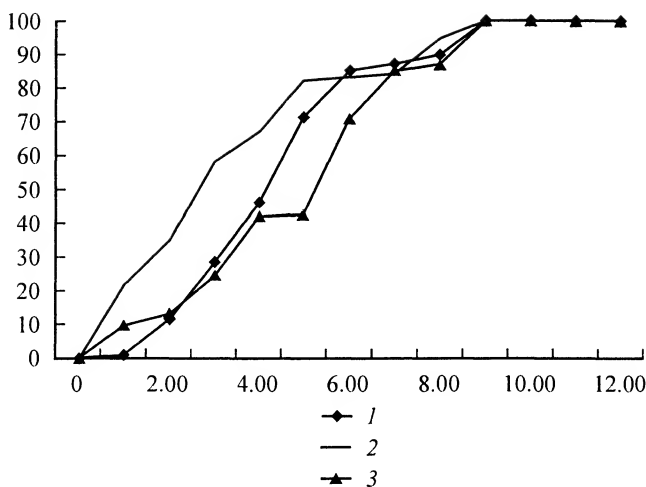


Рис. 2. Динамика прорастания пыльцы *Pentaphylloides fruticosa* в зависимости от типа популяции и половой формы.

1 — длина пыльцевых трубок обоеполюх цветков моноэцичных популяций, 2 — длина пыльцевых трубок обоеполюх цветков триэцичных популяций, 3 — длина пыльцевых трубок мужских цветков триэцичных популяций. По оси абсцисс — время наблюдения; по оси ординат — относительная скорость роста пыльцевых трубок (отношение длины растущей пыльцевой трубки к ее конечной длине).

ТАБЛИЦА 3

Результаты дисперсионного анализа признаков пыльцы *Pentaphylloides fruticosa*

Факторы	Сумма квадратов	Степень свободы	Средний квадрат	F	P	Доля влияния
Длина пыльцевой трубки						
Тип популяции	120430.0	1	120430.0	0.260	0.7000	0.3
Половая форма	109850.0	1	109850.0	1.398	0.2902	1.6
Популяция	779876.0	5	155975.0	1.985	0.0088	11.0
Растение	4636043.0	59	78577.0	10.680	0.0000	65.5
Цветок	1088895.0	148	7357.4	12.799	0.0000	15.4
Повторность	447226.9	778	574.8	—	—	6.3
Фертильность пыльцы						
Тип популяции	2592.0	1	2592.0	3.858	0.2998	3.7
Половая форма	153.2	1	153.2	0.228	0.6529	0.2
Популяция	7460.0	5	1492.3	2.221	0.0125	10.7
Растение	39642.0	59	671.9	4.967	0.0008	56.7
Цветок	20024.4	148	135.3	—	—	28.7
Жизнеспособность пыльцы						
Тип популяции	8384.0	1	8384.0	6.444	0.2389	5.3
Половая форма	412.4	1	412.4	0.317	0.5978	0.3
Популяция	14240.0	5	2848.0	2.189	0.0028	9.1
Растение	76765.0	59	1301.1	3.398	0.0086	49.0
Цветок	56669.0	148	382.9	—	—	36.2

цы наблюдали утолщения пыльцевых трубок в середине и на конце. Обнаружены значительные различия в скорости прорастания пыльцы в зависимости от типа популяции и полового типа цветка (рис. 2). Быстрее начинают прорасти и развиваться пыльцевые зерна из обоеполых цветков триэцичных популяций. Однако сравнение динамики прорастания пыльцы показало, что пыльца обоеполых и мужских цветков моноэцичных и триэцичных популяций развивается синхронно ($\chi^2 = 24.674$; $P = 0.076$, $df = 16$).

Результаты иерархического дисперсионного анализа признаков пыльцы приведены в табл. 3. Наблюдаются достоверные ($P < 0.05$) различия по всем изученным признакам между разными популяциями, растениями внутри популяций и цветками одного растения. Интересно отметить, что растения разных половых форм и разных типов популяций не различаются по длине пыльцевых трубок, жизнеспособности и фертильности пыльцы. Основной вклад вносят высокодостоверные ($P < 0.001$) различия между особями популяции и изменчивость признаков в пределах особи, которые суммарно составляют от 80.9 (длина пыльцевых трубок) до 85.4 % (фертильность пыльцы) общей изменчивости. Различия между популяциями достоверны по всем изученным признакам, но их относительный вклад невелик и составляет от 9.1 до 11 % (табл. 3). Различия между популяциями наблюдаются как в моноэцичных, так и в триэцичных популяциях. Однако последние не различаются между собой, как и половые формы в пределах популяции.

Заключение

Сравнительное изучение биологических особенностей пыльцы *Pentaptylloides fruticosa* разных типов популяций и половых форм при интродукции в условиях лесостепной зоны Западной Сибири позволяет отметить следующее. Наиболее оптимальной средой для прорастания пыльцы *P. fruticosa* является питательная среда, содержащая 15 % сахарозы и 1 % агар-агара. Длина пыльцевых трубок моноэцичных и триэцичных популяций варьирует от 40 до 798 мкм и не зависит от полового типа цветка и типа популяции. Жизнеспособность пыльцы этого вида не зависит от типа популяции и половой формы и варьирует от 41 до 70 %. Фертильность пыльцы также не зависит от типа популяции и половой формы особи, но характеризуется более высоким уровнем окрашивания ацетокармином (83—93 %). Наиболее высокой вариабельностью среди изученных признаков характеризуется длина пыльцевых трубок, изменчивость которых варьирует от 21 до 45 %. Прорастание пыльцы *P. fruticosa* начинается через 30—40 мин после посева и продолжается 8—9 ч. При этом пыльца разных типов популяций прорастает и растет синхронно. Полученные данные позволяют сделать вывод о том, что биологические особенности пыльцы *P. fruticosa* не препятствуют свободному скрещиванию особей разных половых форм, разных популяций и типов популяций.

Благодарности

Автор выражает искреннюю благодарность Н. С. Ростовской за консультации на всех этапах подготовки рукописи.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Федеральной целевой программы «Интеграция науки и высшего образования» (1997—2000 гг.) и 6-го конкурса-экспертизы 1999 г. проектов молодых ученых РАН (№ 276).

- Годин В. Н. Половая структура ценопопуляций *Pentaphylloides fruticosa* (Rosaceae) в естественных условиях Горного Алтая // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 9. С. 92—99.
- Голубинский И. Н. Биология прорастания пыльцы. Киев, 1974. 368 с.
- Грант В. Видообразование у растений. М., 1984. 528 с.
- Зайцев Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М., 1984. 424 с.
- Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. (На примере семейства Pinaceae на Урале). М., 1973. 283 с.
- Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. М., 1974. 304 с.
- Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика. Минск, 1967. 327 с.
- Савченко Т. В., Триль В. М. Сравнительное изучение некоторых онтогенетических особенностей *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz. // Вивчення онтогенезу рослин природних та культурних флор у ботанічних закладах Європи. Київ, Львів, 1994. С. 206—211.
- Тихменев Е. А. О жизнеспособности пыльцы арктических злаков // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 10. С. 1520—1524.
- Урбах В. Ю. Биометрические методы. М., 1964. 416 с.
- Шмидт В. М. Математические методы в ботанике. Л., 1984. 288 с.

SUMMARY

Pollen vitality and fertility, pollen tube length were studied in the *Pentaphylloides fruticosa* plants of different sex status in different types of populations under introduction experiment. The optimum artificial medium for pollen germination of the species proved to be 1 % agar-agar solution with addition of 15 % saccharose. Pollen tube length varied from 40 to 798 μm . Pollen fertility varied from 83 to 93 % and was higher than its germination ability (41—70 %). The hierarchical analysis of variance has shown that biological characters of *P. fruticosa* pollen do not depend on a population type (monomorphic or heteromorphic) or an individual sex form (male or bisexual).

УДК 633.2/.3 : 550.3 : 581.1.032.3

Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 4

© К. А. Куркин

ОЦЕНКА ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТИ ТРАВЯНИСТЫХ МНОГОЛЕТНИКОВ В БАРАБИНСКОЙ ЛЕСОСТЕПИ И ОКСКОЙ ПОЙМЕ

K. A. KURKIN. ESTIMATION OF DROUGHT-RESISTANCE OF PERENNIAL HERBS
IN BARABINSKAYA FOREST-STEPPE AND THE OKA RIVER FLOOD-PLAIN

Дединовская опытная станция по пойменному луговодству ВНИИ кормов им. В. Р. Вильямса
140514 Луховицкий р-н, Московская обл., пос. Красная Пойма

Поступила 20.11.2002

Окончательный вариант получен 26.08.2003

Засухоустойчивость травянистых многолетников, исходя из их реакции на воздействие многолетних засух, количественно оценивалась коэффициентами засухоустойчивости и последствия засухи. В Барабинской лесостепи оценка проводилась в период «Великой засухи» 1950—1955 гг. на 4 типах остепненных лугов с различной степенью солонцеватости почв, а в Окской пойме — в засушливые 1991—1993 гг. на 4 типах с различным гранулометрическим профилем почв.

Ключевые слова: травянистые многолетники, засухоустойчивость, последствия засухи, коэффициент, проективное обилие.

Первоначально засухоустойчивость связывали только с экономным расходом растениями влаги на транспирацию, и в качестве индикатора засухоустойчивости

рассматривались различные морфо-анатомические признаки ксероморфизма листового аппарата (мелкие или сильно рассеченные, либо узкие свертывающиеся или складывающиеся листья, густое опушение той листовой поверхности, на которой располагаются устьицы, восковой налет, усиленное развитие склеренхимы и т. п.). Однако в дальнейшем выяснилось, что далеко не всегда признаки ксероморфизма коррелируют с засухоустойчивостью, а наиболее экономное расходование воды на транспирацию свойственно суккулентам, причем это связано не столько с их морфо-анатомическими, сколько с физиолого-биохимическими (Гуляев, 1984; Лебедев, 1988) особенностями. Поэтому в качестве универсальных индикаторов засухоустойчивости стали рассматривать такие физиологические показатели, как соотношение в листьях свободной и связанной воды, вязкость протоплазмы, способность растений переносить временное завядание и т. п. В качестве критерия степени засухоустойчивости принималась способность растений в засуху минимально снижать урожайность (Генкель, 1962; Лебедев, 1988). Применительно к однолетним полевым культурам такой подход вполне себя оправдал, но оказался малоприменимым к травянистым многолетникам. Так, *Medicago falcata* лишена как морфологических так и физиологических признаков засухоустойчивости, но, благодаря глубоко проникающей корневой системе, легко переносит засуху. С другой стороны, типичный ксерофит *Festuca sulcata* в годы засух «выгорает», т. е., казалось бы, не обладает засухоустойчивостью, однако с возвратом нормального увлажнения пышно отрастает, демонстрируя свою высокую засуховыносливость (Куркин, 1957, 1971, 1976; Куркин, Комахин, 1998), а такие нитратофилы, как *Sonchus arvensis*, *Saussurea amara* и *Taraxacum bessarabicum*, несмотря на отсутствие у них каких-либо признаков засухоустойчивости, в годы многолетних засух на лугах Барабинской лесостепи (Западная Сибирь) не только сохраняются, но даже интенсивно разрастаются, формируя временные нитратофильные фитоценозы (Куркин, 1957, 1971, 1976). Это их «засухолюбие» определяется тем, что годы многолетних засух вызывают накопление в почве нитратов, которые нитратофилы аккумулируют в клеточном соке своих тканей в весьма высоких концентрациях — до 5—10 г на литр сока (Kurkin, 1977). При этом нитраты концентрируются в первичной коре корней и сосудистой паренхиме надземных органов (Klein, 1913). Это резко повышает сосущую силу корней (Jung, 1971; Janiesch, 1973), резко уменьшает транспирацию, повышает содержание хлорофилла в листьях и усиливает рост клеток на стадии растяжения, а также стимулирует побегообразование (Kurkin, 1977).

Многие виды совмещают в себе различные механизмы засухоустойчивости. Так, виды *Tragopogon* и *Scorzonera* совмещают суккулентность с глубоким укоренением, *Festuca sulcata* сочетает явный ксероморфизм со способностью переходить в состояние летнего покоя, многим фреатофитам свойственна нитратофильность, многие виды *Artemisia* сочетают ксероморфизм с физиологической засухоустойчивостью и нитратофильностью. Все эти совмещения повышают засухоустойчивость травянистых многолетников, но делают совершенно бесперспективным аналитический подход к оценке степени их засухоустойчивости. Для этой цели необходимо непосредственное изучение реакции видов трав на воздействие многолетних засушливых периодов с учетом их последствий.

Ввиду поливариантности механизмов адаптации травянистых многолетников к засухам критерием степени их засухоустойчивости следует считать не величину их фитомассы, а обилие их побегов, притом как в годы засух, так и после их окончания.

Методика интегральной оценки засухоустойчивости травянистых многолетников

Интегральная оценка засухоустойчивости травянистых многолетников проводилась в Барабинской лесостепи и Окской пойме на пробных площадках по 100 м² прямоугольной или квадратной формы. В Барабинской лесостепи на них ежегодно учитывались следующие фитопараметры: проективная полнота травостоя (%), высота его основной массы (см), проективное обилие (покрытие) видов (%), численность их генеративных побегов, высота генеративных и вегетативных побегов (см). Все эти учеты и измерения проводились по периметру пробных площадок (на квадратных площадках — с заходом в центр). Повторность учетов высоты и проективного покрытия травостоя, а также проективного обилия видов, была 10-кратной.

В засуху 1951 г. на фиксированных побегах основных видов велись наблюдения за реакцией их на чередующиеся обострения и ослабления засухи (Куркин, 1971). Почвенные исследования проводились в прилегающей к площадкам зоне и включали: 1) измерения уровня почвенно-грунтовых вод; 2) послойное определение влажности почв (с пересчетом в процентах доступной влаги); 3) определение содержания нитратов в верхних горизонтах почвы (0—5 и 5—20 см). В 1961 г. взятие почвенных проб проводилось систематически в течение всего периода вегетации (май—сентябрь), а в последующие годы — однократно (синхронно с учетами растительности) с 20 VII по 10 VIII.

Численное обилие определялось по среднему расстоянию между побегами. Для этой цели были детализированы разработки А. А. Уранова (1935) по шкале Друде в пересчете на число побегов на 100 м².

В итоге видоизмененная нами шкала имеет следующий вид (табл. 1).

Вне этой шкалы остается численность побегов, расстояние между которыми менее 10 см. Кроме того, для многопобеговых особей (и тем более для плотнокустовых) приходится оценивать расстояние не между побегами, а между особями, без учета численности побегов в них. Потому оценки численного обилия дополнялись оценками проективного обилия, исходя из того, что изменения проективного обилия одного и того же вида по годам отражают изменения численности побегов, независимо от того, располагаются они диффузно или сконцентрированы в плотные мно-

ТАБЛИЦА 1
Шкала для определения обилия видов

Обилие	Расстояние между побегами, см	Число побегов на 100 м ²
Сор ₃	10	10 000
Сор ₂₋₃	20	2500
Сор ₂	30	1000
Сор ₁₋₂	40	500
Сор ₁	70	200
sp-сор ₁	100	100
sp	125	65
sol-sp	150	35
sol	200	16
rr-sol		10
rr		4
rr-un		2
un		1

гопобеговые кусты, причем именно численность побегов, поскольку «мощность» (вес) побегов у большинства видов травянистых многолетников (за исключением розеточных двудольных) в основном определяется их высотой (Куркин, 1976).

Оценка общего проективного покрытия травостоя проводилась по методике Л. Г. Раменского (1937, 1971) с определением «чистой» проекции (за вычетом всех просветов между листьями). При этом использовались наборы фотоэталонов Раменского, увеличенные до натуральной величины проекции травостоя. При оценке проективного обилия (покрытия) видов применялись рекомендуемые им методические приемы. На каждой площадке данные проективного учета сразу в поле сопоставлялись с данными за предыдущий год и в случаях сомнительных изменений вторично перепроверялись. Кроме того, здесь же в поле проводилось сопоставление суммы проективных обилий видов с величиной общего проективного покрытия травостоя. При такой методике оценки проективного обилия видов минимальной учитываемой величиной является 0.1 %.

Непосредственное изучение динамики фитомассы видов по годам на пробных площадках делает их непригодными для дальнейших наблюдений и учетов. В качестве эквивалентов фитомассы видов здесь можно использовать произведения их проективного обилия на среднюю высоту их побегов. Однако для травянистых многолетников универсальным критерием засухоустойчивости является устойчивость их численности, а не фитомассы.

В Окской пойме для оценки засухоустойчивости видов на пробных площадках, кроме проективного покрытия и высоты травостоя, учитывалось лишь проективное обилие видов, а при его величине менее 0.1 % — численное обилие.

Интегральная оценка засухоустойчивости сводится к сопоставлению обилия вида в засуху с его исходным обилием. Поскольку многие травянистые многолетники могут засуху переносить в состоянии (полу)покоя, необходимо исходное обилие сопоставлять также с обилием по окончании засухи — в первый год обилия осадков. Интегральная оценка засухоустойчивости может иметь как качественный, так и количественный характер. При качественной оценке выделялись 4 группы видов: 1) полностью исчезающих (погибающих) в результате засухи, 2) уменьшающих обилие, 3) сохраняющих исходное обилие, 4) увеличивающих его.

Количественно засухоустойчивость оценивалась отношением исходного обилия вида к его обилию в годы засухи (коэффициент засухоустойчивости (к.з.у.)) и отношением исходного обилия вида к его обилию по окончании засухи — в первый год обильного увлажнения (коэффициент последствия засухи (к.п.з.)). Значение этих коэффициентов в пределах от 0.0 до 1.0 характеризует степень засухоустойчивости вида, а свыше 1.0 — степень его «засухолюбия». При этом к.з.у. является конвергентным коэффициентом, так как может отражать как адаптивные, так и инадаптивные изменения обилия вида в годы засух. Напротив, к.п.з. является итоговым коэффициентом, интегрально отражающим степень засухоустойчивости.

Качественная оценка засухоустойчивости применима ко всем видам, исходно представленным в ценозе. Количественная оценка использовалась лишь для тех видов, обилие которых в исходном состоянии было выражено в % проективного покрытия.

Засухоустойчивость травянистых многолетников в Барабинской лесостепи

В Барабинской лесостепи после 4-летнего периода обилия осадков (с 1946 по 1949 г.) был 6-летний период «Великой засухи» (1950—1955 гг.). Первый год (1950) был умеренно засушливым: за вегетационный период (с мая по сентябрь

ТАБЛИЦА 2

Количество осадков (мм) в период вегетации 1951—1956 гг.
по данным Убинской метеостанции (Барабинская лесостепь)

Годы	Месяцы					
	май	июнь	июль	август	сентябрь	Всего за май—сентябрь
1951	10	42	42	25	13	133
1952	4	27	26	39	22	117
1953	18	132	59	54	22	286
1954	29	49	67	52	33	231
1955	8	2	28	34	56	128
1956	47	83	78	134	40	382
Среднее многолетнее	29	51	68	56	31	253

включительно) выпало 175 мм осадков. Следующий (1951) год был жарким и резко засушливым, но засуха дважды кратковременно прерывалась прохладной погодой с осадками: в конце июня и в конце июля. Вегетационный период следующего 1952 г. был еще более резко засушливым (табл. 2).

Хотя за вегетационный период 1953 г. выпало 286 мм осадков, использовать его для оценки последствий предшествующих засушливых лет невозможно, поскольку в мае произошло массовое размножение нестатных саранчовых, а обилие осадков в июне (табл. 2) провоцировало отрастание злаков, побеги которых уничтожались саранчовыми в самых начальных фазах отрастания. Это вызвало изреживание злаков и разрастание почти всех двудольных, непоедаемых саранчовыми (Куркин, Стебаев, 1959; Куркин, 1976). Вегетационный период 1954 г. был холодным, с количеством осадков, близким к норме (табл. 2). В 1955 г. первая половина вегетационного периода была аномально засушливой при постепенном смягчении засухи во второй половине вегетации, закончившейся обилием осадков в сентябре (табл. 2). В 1956 г. все месяцы периода вегетации характеризовались обилием осадков (табл. 2).

Для оценки засухоустойчивости травянистых многолетников использовались наблюдения и учеты на пробных площадках 4 типов остепненных лугов с различной степенью солонцеватости почв. В засуху 1951 г. уровень почвенно-грунтовых вод на всех площадках неуклонно снижался со 100—110 см (от поверхности) в начале июня до 200—205 см в сентябре. В последующие годы он стабильно держался на этой глубине. В засуху 1955 г. он снизился до 210—215 см и лишь в августе 1956 г. после ливневых осадков начал подниматься.

1-й тип луга (коротконожково-вейниково-разнотравный с горичником Морисона) приурочен к пологому склону от гривы к березово-ивовому колку («приколковый»). Почва черноземовидно-луговая слабо осолоделая. Многовидовой ценоз в 1948 г. включал 73 вида (хна 100 м²). Из числа этих видов *Agrostis gigantea*, *A. tenuis*, *Festuca pratensis*, *F. rubra* и *Vicia sepium* на 3-й год засухи (1952) выпали из ценоза полностью. *Inula salicina* на 3-й год засухи (1952) явно изредилась, а с возвратом засухи в 1955 г. погибла. *Brachypodium pinnatum*, *Phleum phleoides*, *Carex praecox*, *Lathyrus pratensis*, *Vicia cracca*, *Sanguisorba officinalis*, *Crepis sibirica*, *Filipendula ulmaria*, *Plantago media* и *Viola hirta* в итоге пятилетней засухи сильно изредились. *Calamagrostis epigeios*, *Phragmites australis*, *Carex caryophyllea*, *Trifolium lupinaster*, *Achillea millefolium*, *Achyrophorus maculatus*, *Anemone sylvestris*, *Artemisia latifolia*, *Hieracium umbellatum*, *Sedum purpureum*, *Serratula coronata* и *Sonchus arvensis* ока-

зались в условиях данного типа луга засухоустойчивыми, сохранив исходное обилие. *Peucedanum morisonii*, *Bromopsis inermis*, *Astragalus danicus*, *Fragaria viridis*, *Solidago virgaurea*, *Heracleum sibiricum*, *Taraxacum officinale*, *Iris ruthenica* за годы засухи увеличили свое обилие. «Засухолюбие» большинства этих видов сопряжено с их глубоким укоренением. Таковы *Peucedanum morisonii*, *Bromopsis inermis*, *Astragalus danicus*, *Solidago virgaurea*, *Heracleum sibiricum*, *Taraxacum officinale*. *Peucedanum morisonii* при обильном увлажнении (в 1948 г.) лишь вегетировал и имел лишь 4 % проективного обилия. На 3-й год засухи (1952) у него появилось много генеративных побегов (сор₁), а его проективное обилие возросло до 10 %. *Fragaria viridis* в годы обильного увлажнения была подавлена затенением, и разреживание травостоя в первые годы засухи было для нее благоприятным, но ее интенсивное разрастание произошло в 1953 г. (в связи с изреживанием злаков саранчовыми, обилием осадков и нитратов в почве).

2-й тип луга (короткокожково-вейниково-волоснецовый) расположен в отдалении от западинных колков. Почва — слабо солонцеватая, карбонатная, слабо солончаковатая. Основу ценоза до засухи составлял *Brachypodium pinnatum*.

В засуху 1951 г. наблюдения за «поведением» фиксированных особей и побегов различных видов выявили 3 типа реакции на «волны» засухи. 1-й тип характеризовался тем, что во время майской атмосферной засухи, когда почва была еще увлажнена, усыхание листьев у трав отсутствовало, а в июне, когда наступила почвенная засуха, наблюдался «запал» побегов (гибель точек роста побегов при еще зеленых нижних листьях). С выпадением осадков происходило отрастание из спящих почек карликовых побегов, которые с возвратом засухи также подвергались запалу и погибали. Этот тип реакции вел к последующему изреживанию. Так реагировали *Brachypodium pinnatum*, *Festuca rubra*, *Inula salicina*.

При 2-м типе реакции усыхание листьев начиналось уже в мае под воздействием атмосферной засухи при еще достаточных запасах влаги в почве. При этом усыхали лишь нижние листья, тогда как верхушечные сохраняли жизнеспособность и возобновляли рост при ослаблении засухи. С ее возрастом усыхала новая порция листьев («средних»), тогда как верхние сохраняли жизнеспособность. Данный тип реакции позволял перенести засуху с наименьшими потерями. Так реагировали *Poa angustifolia*, *Carex praecox*, *Hordeum brevisubulatum*, *Galatella biflora*, *Achillea millefolium*, *Artemisia laciniata*. Все эти виды в итоге засушливого пятилетия сохранились в ценозе.

3-й тип реакции на «волны» засухи 1951 г. можно назвать «индифферентным», поскольку заметных признаков усыхания при этом не было. Так реагировали глубокоукореняющиеся виды: *Calamagrostis epigeios*, *Leymus paboanus*, *Elytrigia repens*. При этом *Calamagrostis epigeios* в итоге засушливого пятилетия сохранил исходное обилие, а нитратофильные *Leymus paboanus* и *Elytrigia repens* — явно разрослись.

Анализ данных показал, что динамика высоты побегов не коррелирует с динамикой проективного обилия. Так, *Leymus paboanus* в засуху 1951 г. имел 1.5 % проективного обилия, а в засуху следующего 1952 г. увеличил его до 15 %, но высота его побегов при этом уменьшилась с 35 до 30 см. Анализ показал также, что высота побегов в годы засухи (при отсутствии затенения) в основном определяется увлажнением корнеобитаемого слоя почвы в период их роста. Но в зависимости от глубины размещения корневых систем режим увлажнения различен. Так, у мелкоукореняющейся *Carex praecox* при переходе от жесточайшей засухи 1955 г. к обильному увлажнению 1956 г. высота побегов выросла с 5 до 25 см, а у *Phragmites australis*, корневая система которого здесь сконцентрирована на глубине более 1 м, высота побегов при этом уменьшилась с 20 до 5 см!

3-й тип луга (типчаково-волоснецовый с ковылем Иоанна) приурочен к невысокому грибовидному повышению. Почва — глубоко-среднестолбчатый солонец. Экологической особенностью столбчатых солонцов является расчлененность корнеобитаемого слоя на 2 относительно изолированных друг от друга горизонта: надстолбчатый (в данном случае 0—15 см) и подстолбчатый (ниже 30 см). Они разделены столбчатым горизонтом (15—30 см), в котором корни практически не ветвятся и проникают вниз (в подстолбчатый горизонт) по «стыкам» между столбами (Куркин, 1957). В годы засух столбы «каменеют», и между ними образуются широкие трещины, а после осадков — разбухают, смыкаются, изолируя надстолбчатый горизонт от подстолбчатого. Большинство представленных в ценозе видов реагировали на засуху по 2-му типу, переходя в состояние полупокоя и выходя из него с возвратом увлажнения. Массовое размножение в 1953 г. саранчовых изредило злаки и тем стимулировало разрастание таких двудольных, как *Galatella biflora*, *Veronica spicata*, *Potentilla opaciformis*, *Artemisia latifolia* и *Achillea millefolium*. Это, видимо, ослабило их засухоустойчивость: после засухи 1955 г. в 1956 г. все они не восстановили исходное (в 1954 г.) обилие (табл. 3). В 1954 г. разрослись также *Carex praecox* и *C. caryophyllaea*. Они также уменьшили свое обилие после засухи 1955 г. Напротив, почти все злаки, поврежденные в 1953 г. саранчовыми, оказались более подготовленными к засухе 1955 г.: в 1956 г. их обилие явно превысило исходное (табл. 3). Стабильно сохраняли свое обилие глубокоукореняющиеся *Glycyrrhiza uralensis* и *Phragmites australis*, а также суккулент *Sedum purpureum*. При этом у *Phragmites* высота вегетативных побегов в засуху 1955 г. составляла 32 см (при 42 см в 1954 и 1956 гг.). У *Glycyrrhiza* побеги имели в 1954 г. — 48 см, в засуху 1955 г. — 25 см и в 1956 г. — 37 см. *Sedum* в засуху 1955 г. лишь вегетировал, но в следующем 1956 г. его генеративные побеги имели 30 см высоты (при 27 см в исходном 1954 г.).

4-й тип луга (волоснецово-типчаковый) располагается вблизи от предыдущего. Почва — высокостолбчатый солонец. Его особенностью является чрезвычайная импульсивность увлажнения надстолбчатого горизонта, имеющего мощность всего 4—5 см. Так, в 1951 г. уже 12 июня он был иссушен до предела (11 весовых %, что на 8 % ниже влажности завядания), а уже 30 июня (после осадков) был увлажнен до предела (49 весовых %). В соответствии с этим большинство видов здесь в 1951 г. реагировало на «обострения» засухи по 2-му типу, т. е. усыханием нижних листьев. Особой быстротой такой реакции отличался вид *Festuca sulcata*, который при каждом обострении засухи «выгорал» и при каждом выпадении осадков возобновлял вегетацию.

Увлажнение подстолбчатого горизонта (20—40 см) было более стабильным: запас доступной влаги в нем, постепенно уменьшаясь, сохранялся еще и в августе. Видимо, в связи с этим такие виды как *Leymus paboanus*, *Phragmites australis*, *Limonium gmelinii* и *Saussurea amara*, в течение засухи 1951 г. признаков усыхания листьев не имели (3-й тип реакции).

В более сильную засуху следующего 1952 г., когда почва уже к концу июля была иссушена на глубину более 1 м, все виды частично или полностью «выгорели». В 1953 г. массово размножившиеся саранчовые изредили злаки. В 1954 г. надстолбчатый горизонт был насыщен влагой и нитратным азотом. Поэтому виды, корневая система которых была здесь в основном приурочена к надстолбчатому горизонту (*Poa angustifolia*, *Carex praecox*, *Veronica spicata*, *Galatella biflora*, *Achillea millefolium* и *Festuca sulcata*), в 1954 г. явно разрослись. Это, видимо, ослабило их засухоустойчивость: весной 1955 г., когда уже в мае произошло полное иссушение надстолбчатого горизонта, они сильно изредились и остались изреженными в оби-

ТАБЛИЦА 3

Показатели реакции на засуху 1955 г. травостоев
и некоторых видов, переживших засуху 1951—1952 гг. (Барабинская лесостепь)

	№ типа луга	Годы				к. з.-у.	к. п. з.
		1953	1954	1955	1956		
Высота основной массы травостоя, см	1	15	17	12	—	0.7	—
	2	25	26	25	26	0.96	1.0
	3	20	19	12	17	0.63	0.9
	4	—	16	9.5	15	0.6	0.93
Проективное покрытие травостоя, %	1	50	70	21	—	0.23	—
	2	35	68	35	52	0.5	0.7
	3	45	56	13	60	0.23	1.0
	4	17	61	14	58	0.23	0.9
Виды		Проективное обилие, %					
<i>Leymus paboanus</i>	2	4.0	4.0	2.5	12.0	0.6	3.0
	3	4.0	4.0	4.5	8.5	1.1	2.1
	4	8.0	8.0	10.0	22.5	1.25	2.8
<i>Festuca sulcata</i>	3	0.2	0.7	1.5	27.5	2.0	39.3
	4	5.0	20.0	3.5	32.5	0.17	1.6
<i>Calamagrostis epigeios</i>	2	3.0	5.0	0.7	2.5	0.1	0.5
	3	0.5	3.0	0.3	4.0	0.1	1.3
<i>Carex praecox</i>	2	1.0	2.5	0.5	2.5	0.2	1.0
	4	1.5	17.5	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Galatella biflora</i>	2	15.0	55.0	3.5	30.0	0.06	0.55
	3	30.0	20.0	1.5	5.0	0.07	0.24
	4	1.0	3.0	sol-sp	sol-sp	0.01	0.01
<i>Achillea millefolium</i>	2	0.5	1.0	rr	0.4	0.01	0.4
	3	1.3	5.0	sol-sp	cop ₁	0.01	0.1
	4	0.0	3.0	0.0	0.2	0.0	0.07
<i>Veronica spicata</i>	3	3.5	8.5	2.5	2.0	0.3	0.24
	4	1.0	3.0	0.0	sp	0.0	0.02
<i>Artemisia laciniata</i>	2	10.0	3.0	2.0	2.5	0.66	0.8
<i>A. latifolia</i>	3	3.5	15.0	1.5	5.0	0.1	0.33
<i>Saussurea amara</i>	2	0.5	0.7	1.5	1.0	2.1	1.4
<i>Potentilla opaciformis</i>	3	0.5	7.5	sp	1.0	0.05	0.13

льном осадками 1956 г., а длиннокорневищная *Carex praecox*, которая в 1954 г. разрослась наиболее интенсивно, погибла полностью (табл. 3). Исключение составил типчак (*Festuca sulcata*), хотя в 1955 г. он резко сократил свое обилие, но в 1956 г. намного превзошел исходное (в 1954 г.) обилие (табл. 3).

В подстолбчатом горизонте (20—40 см) в 1954 г. нитраты отсутствовали, и виды, размещающие в нем корневые системы (*Leymus paboanus*, *Puccinellia dolicholepis*, *Hordeum brevisubulatum*, *Limonium gmelinii*), не разрастались. В засуху 1955 г. этот горизонт сохранял доступную влагу, и виды, к нему приуроченные, даже несколько разрослись. В 1956 г. их разрастание продолжалось.

В более глубокие горизонты (ниже 40 см) влага осадков не проникала много лет и там прогрессирующее иссушение продолжалось даже в обильном осадками 1956 г. Видимо, с этим связано исчезновение в 1955 и 1956 гг. *Phragmites australis*.

Для количественной оценки степени засухоустойчивости видов, переживших засуху 1951—1952 гг., использовано их обилие в 1954 г. (исходное), в засуху 1955 г. и в 1956 г., обильном осадками. Поскольку степень засухоустойчивости зависит от динамики видов в предшествующий засухе период, в табл. 3 включено обилие видов также и в 1953 г.

Анализ данных показывает, что значения к.з.-у. явно неоднозначны: его низкая или даже нулевая величина может отражать как частичную или даже полную гибель особей вида, так и переход их в состояние (полу)покоя. Реальное значение он приобретает лишь при сопоставлении с к.п.з. Если к.п.з. равен единице или превышает ее, то малая величина к.з.-у. отражает адаптивный переход части особей в состояние покоя. Такова реакция *Leymus paboanus* в условиях 2-го типа луга, *Festuca sulcata* — в 4-м типе, *Calamagrostis epigeios* — в 3-м типе и *Carex praecox* — во 2-м типе. Если к.п.з. столь же низок, как и к.з.-у., то последний отражает степень гибели особей вида от засухи. Такова реакция *Galatella biflora* и *Carex praecox* в 4-м типе луга. Наконец, если к.п.з. меньше 1.0, но больше к.з.-у., то последний отражает гибель части особей и переход другой их части в состояние (полу)покоя. Так реагировал *Galatella biflora*, а также большинство двудольных во 2-м и 3-м типах лугов (табл. 3). Таким образом, именно к.п.з. в данных условиях (при отсутствии фактора затенения) интегрально отражает засухоустойчивость травянистых многолетников.

Засухоустойчивость травянистых многолетников в Окской пойме

Засухоустойчивость травянистых многолетников здесь изучалась в период засушливых 1991—1993 гг. Этому периоду предшествовали 2 года (1989 и 1990) обильного увлажнения (табл. 4). Особенно обильен осадками был период вегетации 1990 г., когда в июле выпало почти 170 мм осадков, а в сентябре.— 105 мм. Благодаря такой влагозарядке рост трав в первый сухой 1991 г. (240 мм за период вегетации) проходил при достаточном увлажнении. Поэтому обилие видов в 1991 г. принято за исходное. В 1992 г. за период вегетации выпало лишь 173 мм осадков. В 1993 г. период роста трав был аномально засушливым: в мае выпало 10 мм осадков, а в первой половине июня осадков вообще не было. Поэтому учеты данного года отражают реакцию трав на засушливое трехлетие. В послеукусный период этого года (с конца июня по сентябрь включительно) выпало свыше 350 мм осадков. В 1994 г. период роста трав также был обильен осадками: май — 70, июнь — 96 мм.

ТАБЛИЦА 4

Количество осадков (мм) в период вегетации 1989—1994 гг.
по данным метеопункта Дединской опытной станции (Окская пойма)

Годы	Месяцы					
	май	июнь	июль	август	сентябрь	Всего за май—сентябрь
1989	31	96	82	101	31	341
1990	92	67	168	55	105	487
1991	27	32	49	70	62	240
1992	16	33	36	34	54	173
1993	10	91	127	61	74	363
1994	70	96	40	45	21	272
Среднее многолетнее	51	63	80	68	53	315

ТАБЛИЦА 5

Показатели реакции на засушливые 1991—1993 гг. травостоев и видов (пойма Оки)

	№ типа луга	Годы			к. з.-у.	к. п. з.
		1991	1993	1994		
Высота основной массы травостоя, см	1	64	33	55	0.51	0.86
	2	24	16	31	0.7	1.3
	3	15	16	37	1.07	2.47
	4	19	22	28	1.15	1.47
Проективное покрытие травостоя, %	1	94	79	88	0.8	0.9
	2	6	62	73	0.93	1.1
	3	26	28	72	1.08	2.8
	4	19	18	29	0.95	1.6
Виды	Проективное обилие, %					
<i>Potentilla argentea</i>	2	0.4	3.0	3.0	7.0	7.0
	3	0.4	4.0	9.0	10.0	22.5
	4	0.1	0.1	0.1	1.0	1.0
<i>Festuca sulcata</i>	2	1.5	9.0	3.0	6.0	2.0
	3	9.0	15.0	37.0	1.7	4.1
<i>Thalictrum minus</i>	1	25.0	27.0	30.0	1.1	1.2
	2	1.5	2.0	3.0	1.3	2.0
	3	0.5	3.0	3.0	6.0	6.0
<i>Galium verum</i>	1	2.0	5.5	7.0	2.75	3.5
	2	1.5	3.0	3.5	2.0	2.3
	3	0.5	0.0	rr	0.0	0.01
<i>Trifolium montanum</i>	1	1.5	6.0	7.0	4.0	4.7
	2	1.5	5.0	1.5	3.3	1.0
	3	2.0	rr	0.3	0.01	0.15
<i>Poa angustifolia</i>	1	0.5	0.6	2.0	1.2	4.0
	2	6.0	1.5	6.0	0.25	1.0
	3	2.5	2.0	4.0	0.8	1.6
	4	2.0	1.0	0.1	0.5	0.05
<i>Fragaria viridis</i>	1	7.0	5.5	1.0	0.8	0.14
	2	6.0	6.5	26.0	1.1	4.5
<i>Achillea millefolium</i>	1	2.0	3.5	2.0	1.75	1.0
	2	2.5	3.5	3.0	1.4	1.2
<i>Festuca rubra</i>	2	6.0	1.5	0.8	0.25	0.13
	3	7.0	0.0	1.0	0.0	0.14
<i>F. pratensis</i>	1	10.0	5.5	6.0	0.55	0.6
	2	4.0	3.5	6.5	0.87	1.6

Поэтому учеты данного года отразили последствие засушливого трехлетия в условиях обильного увлажнения.

Для Окской поймы засушливое трехлетие 1991—1993 гг. является резко выраженным. Однако «Великая засуха» в Барабинской лесостепи была явно более жесткой. Об этом свидетельствует сопоставление количества осадков в засушливые сезоны (табл. 2, 4), а также к.з.-у. проективного покрытия травостоев, которые в Барабинской лесостепи в среднем составляли 0.3 (табл. 3), а в Окской пойме — 1.0 (табл. 5).

Оценка засухоустойчивости травянистых многолетников проводилась на пробных площадках 4 типов с различным гранулометрическим профилем почв, приуроченных к повышенным участкам поймы, которые в годы учетов паводками не заливались. Поскольку часть этих участков скашивались в первую очередь, все учеты проводились перед началом сенокоса (во второй половине июня).

1-й тип луга (луговогераниево-маловасилистниково-злаковый) расположен вблизи подмываемого откоса русла р. Оки. Почва — мощная тяжелосуглинистая. В связи с ее высокой влагоемкостью усыхания трав в засушливые годы здесь не отмечалось. В исходном состоянии (в 1991 г.) травостой имел 64 см высоты и 94 % проективной полноты, на 3-й засушливый год (1993 г.) соответственно 33 см и 79 %, в следующем году обильного увлажнения — 55 см и 88 % (табл. 5). Реакция травянистых поликарпиков на засушливое трехлетие здесь в основном определялась глубиной их укоренения. Все более или менее глубокоукореняющиеся виды на 3-й засушливый год увеличили свое обилие (*Bromopsis inermis*, *Elytrigia repens*, *Trifolium montanum*, *Tanacetum vulgare*, *Thalictrum minus*, *Galium verum* и *Achillea millefolium*). Большинство неглубоко укореняющихся среднерослых видов, напротив, явно снизили свое обилие (*Dactylis glomerata*, *Phleum pratense*, *Festuca pratensis*, *Geranium pratense*). Лишь *Alopecurus pratensis* сохранил исходное обилие. Низкорослые мелкоукореняющиеся виды реагировали на засуху неоднозначно. *Festuca rubra* выпала из травостоя. Почти также реагировала *Stellaria graminea*. *Fragaria viridis* под воздействием засушливых лет изредилась незначительно, но в год обильного увлажнения явно изредилась (табл. 5). *Poa angustifolia* стабильно перенес засуху, а при обилии осадков в послеукосный период 1993 г. увеличил обилие (табл. 5).

2-й тип луга (злаково-разнотравный с типчаком) расположен на вершине гривы. Почва — двуслойная суглинисто-песчаная. Мощность суглинистого слоя — 20—25 см. Высота и проективное покрытие травостоя здесь значительно меньше, чем в предыдущем типе. В исходном 1991 г. они составили 24 см и 67 % в 1993 г. — 16 см и 62 %, на следующий год обильного увлажнения — 31 см и 79 % (табл. 5).

Все более или менее глубокоукореняющиеся виды здесь на 3-й засушливый год увеличили свое обилие (*Medicago falcata*, *Trifolium montanum*, *Thalictrum minus*, *Achillea millefolium*, *Astragalus danicus*, *Galium verum*, *Bromopsis inermis*, *Elytrigia repens*). Среднеукореняющаяся *Festuca pratensis* изредилась незначительно, а более мелкоукореняющийся *Alopecurus pratensis* — весьма резко. Низкорослые неглубокоукореняющиеся виды реагировали на засуху неоднозначно. *Ranunculus acris* и *Plantago media* практически выпали из ценоза. *Festuca rubra*, *Poa angustifolia* и *Ranunculus polyanthemos* под воздействием засухи сильно изредились, но в год обильного увлажнения *Festuca* изредилась еще более, *Poa* восстановил исходное обилие, а *Ranunculus* даже превзошел его. *Fragaria viridis* в засуху не изредилась, а при обильном увлажнении в 1994 г. настолько разрослась, что стала доминантом (табл. 5). Напротив, *Festuca sulcata*, исходно малообильный и угнетенный затенением, в засуху явно увеличил обилие, но с возвратом увлажнения и затенения вновь изредился (табл. 5).

3-й тип (туидиево-типчаковый с лапчаткой серебристой) расположен на древнеаллювиальном песчаном останце, прикрытом сверху тонким слоем (2—5 см) аллювиального суглинка. Крайне низкая влагоемкость и практически «нулевое» плодородие песчаной толщи делают данный объект неблагоприятным для умеренно глубокоукореняющихся видов, поскольку в годы обилия осадков элементы питания разлагающейся подстилки промываются «транзитом» в грунтовые воды, а в засушливые годы и элементы питания, и скудные осадки остаются в верхнем слое почвы. В связи с этим большинство таких видов здесь были исходно малообильны, а на

3-й засушливый год и последующий год обильного увлажнения либо вообще исчезли, либо встречались единично (*Galium verum*, *Medicago falcata*, *Elytrigia repens*, *Rumex thyrsoiflorus*, *Trifolium montanum* и *Rumex acetosella*). Положительно реагировали на засуху и последующее увлажнение лишь особо глубокоукореняющийся *Thalictrum minus*, ксероморфный псаммофил *Potentilla argentea*, а также *Euphorbia esula*. Мелкоукореняющиеся виды реагировали неоднозначно. *Plantago media* и *Festuca rubra* в итоге явно изредились, а *Festuca sulcata*, *Fragaria viridis*, *Poa angustifolia* и *Agrostis vinealis* явно разрослись.

4-й тип расположен в притеррасе на песчаном древнеаллювиальном останце. В исходном ценозе доминировали лишайники (*Cladonia alpestris*, *C. rangiferina* и др.), имевшие 35 % проективного покрытия, и мох *Polytrichum piliferum* (25 %), тогда как травостой имел лишь 19 %. На 3-й засушливый год проективное покрытие лишайников уменьшилось до 5 %. В этих условиях под воздействием засухи и последующего обильного увлажнения поступательно разрастались особо глубокоукореняющаяся *Solidago virgaurea*, умеренно глубокоукореняющиеся ксероморфные *Carex hirta* и *Artemisia campestris*. Сохранили исходное обилие суккулент *Sedum acre*, мелкоукореняющаяся *Agrostis vinealis* и умеренно глубокоукореняющаяся, но ксероморфная *Potentilla argentea*. На 3-й год засухи почти исчезли, но после увлажнения вновь появились в обилии, близком к исходному, *Rumex acetosella*, *Hieracium pilosella* и *Achillea millefolium*. Под воздействием засухи сильно изредились *Poa angustifolia*, а *Hieracium umbellatum* исчезла.

Количественные данные, характеризующие засухоустойчивость некоторых видов в зависимости от гранулометрического профиля почв, представлены в табл. 5. Как показывают данные, в Окской пойме наиболее засухоустойчивы *Festuca sulcata*, *Thalictrum minus* и *Potentilla argentea*, поскольку они не только имеют высокие значения к.з.-у. и к.п.з., но и повышают их при переходе от суглинистых почв к песчаным. В отличие от них *Galium verum* и *Trifolium montanum* имеют не только более низкие коэффициенты засухоустойчивости, но и снижают их при этом переходе (табл. 5).

Свойства и ситуации, определяющие засухоустойчивость травянистых многолетников

Разнообразие свойств, определяющих засухоустойчивость травянистых многолетников, требует создания классификации. Сложность такой классификации определяется тем, что многие виды совмещают в себе различные «механизмы» засухоустойчивости, притом в зависимости от ситуаций степень засухоустойчивости одного и того же вида может изменяться в широких пределах.

«Механизмы» засухоустойчивости в основном предопределяются глубиной укоренения. Все наиболее глубокоукореняющиеся виды (как ксероморфные, так и мезоморфные) засухоустойчивы. Таковы *Solidago virgaurea*, *Thalictrum minus*, *Tanacetum vulgare*, *Leymus paboanus*, *Glycyrrhiza uralensis*, *Limonium gmelinii*, *Peucedanum morisonii*, *Calamagrostis epigeios*, *Bromopsis inermis*, *Phragmites australis*.

Засухоустойчивость умеренно глубокоукореняющихся видов коррелирует со степенью их ксероморфизма. Так, ксероморфные *Stipa joannis*, *Artemisia campestris* и *Potentilla argentea* оказались явно более засухоустойчивыми, чем мезоморфные *Sanguisorba officinalis*, *Serratula coronata* и *Hieracium umbellatum*.

Степень засухоустойчивости неглубокоукореняющихся (до 100 см) и мелкоукореняющихся (до 50 см) видов слабо коррелирует как со степенью ксероморфизма,

так и с различиями в глубине укоренения. Степень засухоустойчивости большинства этих видов определяется их способностью своевременно прекращать рост побегов еще при наличии доступной влаги в их корнеобитаемом слое почвы. Так реагировали *Festuca sulcata*, *Poa angustifolia*, *Carex praecox*, *Hordeum brevisubulatum*, *Agrostis vinealis*, *Phleum phleoides*, *Veronica spicata*, *Potentilla opaciformis*, *Ranunculus polyanthemos*, *Rumex acetosella* и *Hieracium pilosella*. Степень их засухоустойчивости определялась скоростью реакции на предвестники засухи. Однако она зависит от динамики роста в предшествующем засухе году. Так, в Барабинской лесостепи все виды, которые в предшествующем засухе году интенсивно разрастались, под ее воздействием сильно изредились, а длиннокорневищная *Carex praecox* на высоко-столбчатом солонце полностью погибла.

Такие виды как *Agrostis gigantea*, *Phleum pratense*, *Festuca pratensis*, *F. rubra*, *Vicia sepium*, *Brachypodium pinnatum*, *Inula salicina*, *Geranium pratense*, *Ranunculus acris*, не реагируют на предвестники засухи и при ее наступлении точки роста их побегов подвергаются «запалу». Поэтому в Барабинской лесостепи под воздействием сильных засух они полностью погибли даже на «приколковых» лугах. В Окской пойме под воздействием более «мягких» засух на суглинистых почвах виды этой группы не погибли, но явно изредились, особенно там, где до засухи они подвергались затенению.

В Барабинской лесостепи высокую засухоустойчивость и даже «засухолюбие» проявили такие нитратофилы, как *Sonchus arvensis* и *Saussurea amara*. Следует также отметить стабильную засухоустойчивость таких суккулентов, как *Sedum purpureum* и *S. acre*, глубина укоренения которых не превышает 5—20 см (Голубев, 1962).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Генкель П. А. Физиология растений с основами микробиологии. М., 1962. 536 с.
- Голубев В. Н. Основы биоморфологии травянистых растений центральной лесостепи // Тр. Центральночерноземного заповедника им. В. В. Алехина. Воронеж, 1962. Вып. VI. 510 с.
- Гуляев Б. И. Очерк направлений экофизиологии // Итоги науки и техники. Сер. бот. М., 1984. Т. 5. С. 3—138.
- Куркин К. А. Луга Барабы и их улучшение. М., 1957. 148 с.
- Куркин К. А. Летний и многолетний покой травянистых многолетников Барабинской лесостепи // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 11. С. 1564—1581.
- Куркин К. А. Системные исследования динамики лугов. М., 1976. 284 с.
- Куркин К. А., Комахин П. И. Разногодичная изменчивость остепненных лугов с типчаком (*Festuca valesiaca*) в пойме р. Оки // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1998. Т. 103. Вып. 6. С. 26—33.
- Куркин К. А., Стебаев И. В. Вспышка массового размножения нестадных саранчовых в Барабе и ее влияние на луговую растительность // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1959. Т. 64. Вып. 1. С. 51—60.
- Лебедев С. И. Физиология растений. М., 1988. 544 с.
- Раменский Л. Г. Учет и описание растительности (на основе проективного метода). М., 1937. 100 с.
- Раменский Л. Г. Избранные работы. Л., 1971. 334 с.
- Уранов А. А. О методе Друде // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1935. Т. 44. Вып. 1—2. С. 18—31.
- Janiesch P. Okophysiologische Untersuchungen an *Umbelliferum nitrophiler* Saume // Oecologia Plantarum. 1973. Т. 8. N 4. P. 335—352.
- Jung E. Der Einfluss einer gestaffelten Stickstoffversorgung auf die Hydratur von *Festuca pratensis*, *Dactylis glomerata* und *Poa pratensis* unter den Bedingungen Dürrebelastung // Arch. Acker. Pflanzenbau Bodenkd. 1971. Bd 15. H. 9. S. 695—705.
- Klein R. Über Nachweis und Vorkommen von Nitraten in Pflanzen // Bein. Bot. Centralbl. 1913. Bd 30. H. 1. S. 141—166.
- Kurkin K. A. System approach to studies of nitrate regime in grassland biogeocenoses // Oecologia Plantarum, 1977. Т. 12. N 1. P. 23—31.

Estimation of drought-resistance of perennial herbs was conducted on the basis of their response to the long-term droughts effect. Its quantitative estimation was given by means of the drought-resistance and the drought-tolerance coefficients. The estimation was conducted in Barabinskaya forest-steppe during the «Great Drought» of 1950—1955 on 4 plots with different degree of the soil salinity, and in the Oka River flood-plain during dry 1991—1993 on 4 plots with different granulometric (mechanical) soil profiles.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.755.2(476)

© Вал. Н. Тихомиров

РОД *POLYGALA* (*POLYGALACEAE*) ВО ФЛОРЕ БЕЛОРУССИИ

VAL. N. TICHOMIROV. THE GENUS *POLYGALA* (*POLYGALACEAE*)
IN THE FLORA OF BELORUSSIA

Белорусский государственный университет

220050 Минск, пр. Ф. Скорины, 4

Поступила 25.04.2003

Окончательный вариант получен 05.09.2003

Дан обзор видов рода *Polygala*, произрастающих в Белоруссии. В результате ревизии для территории республики указывается 8 видов, приводится ключ для их определения. Восстановлено забытое название *Polygala vaillantii* Bess., описан новый гибрид — *Polygala* × *kotovii* Val. Tikhom. (*P. cretaea* × *P. comosa*).

Ключевые слова: *Polygala*, *Polygalaceae*, *Polygala* × *kotovii*, систематика, видовой состав, Белоруссия.

Polygala L. — (истод) — наиболее крупный и широко распространенный род сем. *Polygalaceae*, включающий более 500 видов (Майоров, 2001). Несмотря на то что во флоре Восточной Европы он представлен небольшим количеством таксонов, определение истонов связано с определенными трудностями. По мнению В. Н. Тихомирова и С. Р. Майорова (Тихомиров, Майоров, 1992; Майоров, 2001), с которыми мы не можем не согласиться, это связано в первую очередь с тем, что при гербаризации истонов утрачивается часть наиболее заметных таксономически значимых признаков.

В предшествующих обработках для флоры Белоруссии различными авторами указывалось лишь 3 (Томин, 1950; Козловская, 1967) или 4 вида истонов (Пачоский, 1897; Яковлева, 1999). В результате критического анализа доступного материала из Центральной и Восточной Европы, хранящегося в Гербариях Института ботаники — Киев (KW), Ботанического института — С.-Петербург (LE), Главного ботанического сада (МНА) и Московского государственного университета — Москва (MW), Института экспериментальной ботаники (MSK) и Белорусского государственного университета — Минск (MSKU), а также личных сборов, нами в настоящей статье приводится 7 видов и 1 гибрид, произрастание которых в Белоруссии подтверждено гербарием. Из них 3 вида впервые указываются для территории республики, а гибрид описывается впервые для науки.

Ниже приводим краткий обзор рода *Polygala* в Белоруссии и ключ для определения видов.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ *POLYGALA*

1. Гинофор хорошо развит, коробочка на ножке 0.6—1.5 мм дл.; верхний и нижние укороченные чашелистики по краю реснитчатые, боковые увеличенные чашелистики (крылья) крупные, 5.5—

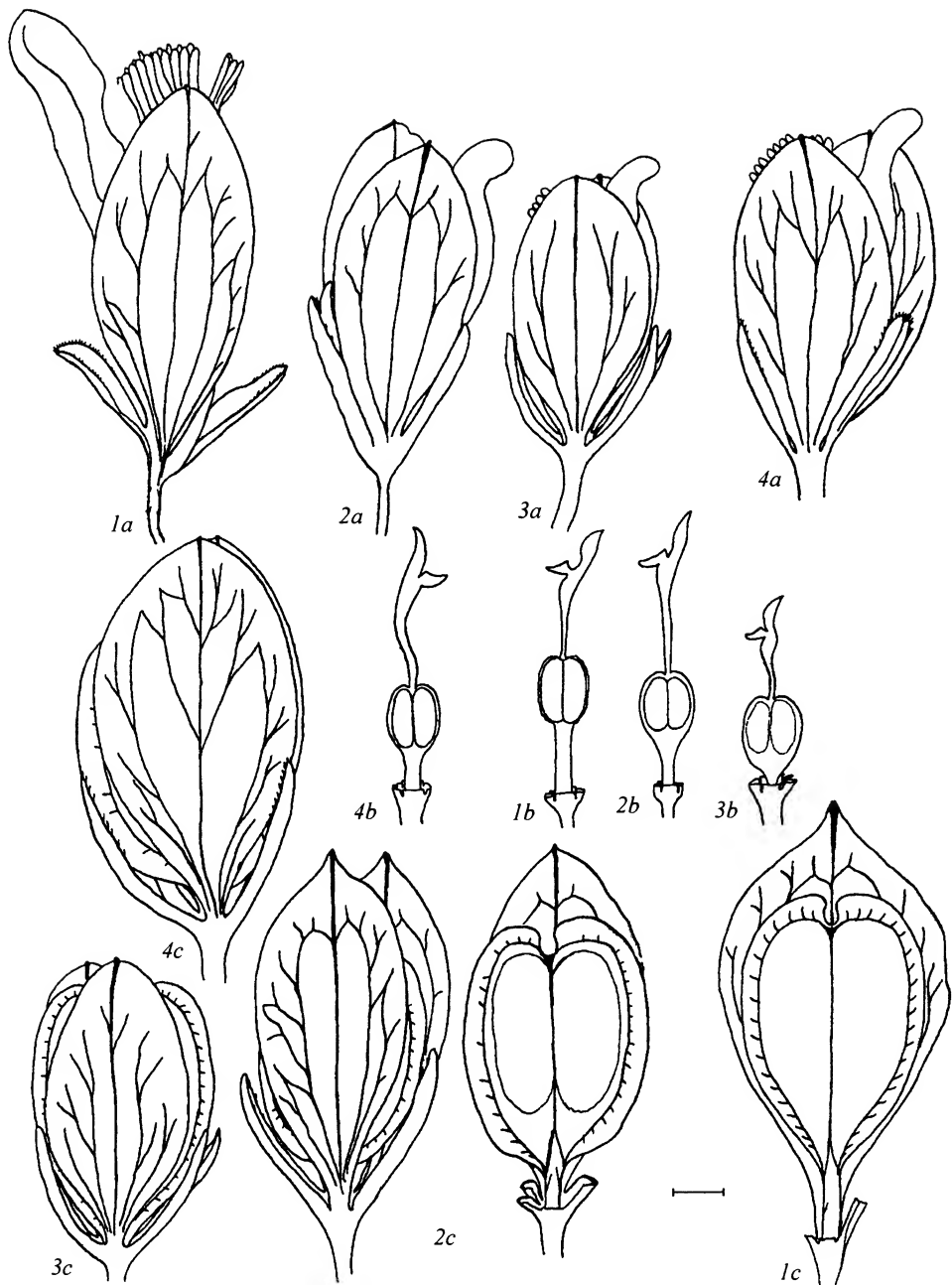


Рис. 1. *Polygala cretacea* (1a, 1b, 1c), *P. × kotovii* (по типу) (2a, 2b, 2c), *P. comosa* (3a, 3b, 3c), *P. wolfgangiana* (4a, 4b, 4c).

1a—4a — цветок, 1b—4b — завязь, 1c—4c — коробочка с чашелистиками. Масштабная линейка — 1 мм.

7.5 мм при цветении, при плодоношении 6—8.5(9) мм; центральные прицветники длиннее бутонов, а боковые прицветники равны по длине цветоножкам (рис. 1). 2.
 + Гинофор отсутствует, коробочки сидячие; верхний и нижние укороченные чашелистики по краю не реснитчатые; крылья более мелкие, если крупные, то центральные прицветники короче бутонов, а боковые — вдвое короче цветоножек (рис. 1, 2) 4.

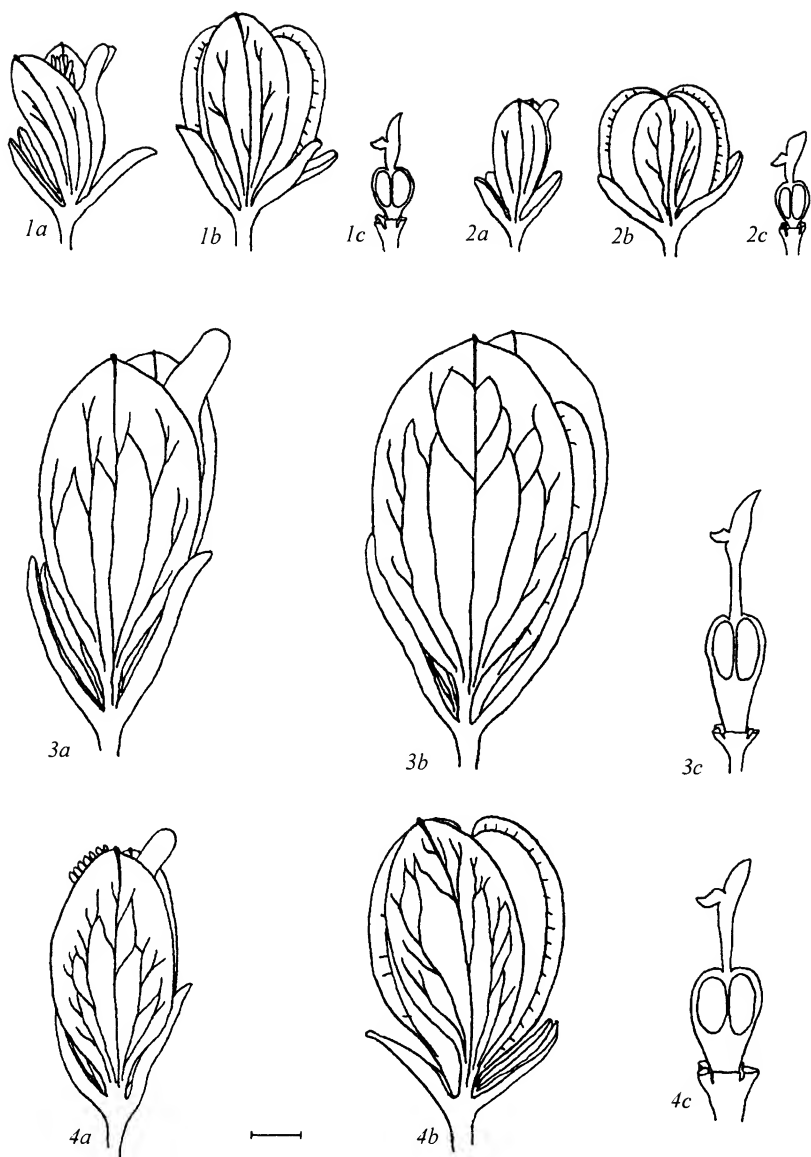


Рис. 2. *Polygala amarella* (1a, 1b, 1c), *P. decipiens* (2a, 2b, 2c), *P. vulgaris* (3a, 3b, 3c), *P. vaillantii* (4a, 4b, 4c).

1a—4a — цветок, 1b—4b — коробочка с чашелистиками, 1c—4c — завязь.

2. Тычинки прирастают к трубке венчика на участке 4.4—4.7 мм; гинофор (1) 1.2—1.5 мм дл., крыло во время цветения (6.5) 7—7.5 (8.5) мм дл., при плодоношении (7.5) 8—8.5 (9) мм дл.; венчик, как и крыло, розовый, на 1—1.5 мм (редко более) длиннее крыла; коробочка на ножке около 1.2—1.5 мм дл. (рис. 1, 1) 2. *P. cretacea*.
- + Тычинки прирастают к трубке венчика на участке 3—3.7 мм; гинофор 0.6—1 мм дл.; крыло во время цветения (5.2) 5.5—6.5 (7) мм дл., при плодоношении (6) 6.5—7.5 (8) мм дл.; венчик такой же длины, как и крыло, или длиннее, но не более чем на 0.5 (0.7) мм, синий или розовый; коробочка на ножке до 1 мм дл. 3.
3. Цветки синие; крыло во время цветения 6—7.2 мм дл., при плодоношении 6.5—7.5 мм; верхний и нижние укороченные чашелистики по краю довольно густо реснитчатые (рис. 1, 4); семена в коробочках нормально развиты 1. *P. wolfgangiana*.

- + Цветки розовые; крыло во время цветения (5.2)5.5—6(6.3) мм дл., при плодоношении 6—7(7.5) мм; верхний и нижние укороченные чашелистики по краю с единичными ресничками (некоторые чашелистики вообще не имеют ресничек, поэтому нужно внимательно просмотреть все соцветие) (рис. 1, 2); семена в коробочках часто недоразвиты 3. *P. × kotovii*.
- 4. Центральные прицветники длиннее бутонов, поэтому зацветающая кисть имеет, как правило, хорошо выраженный «хохолчок», боковые прицветники равны по длине цветоножкам; цветки розовые, крыло (4)4.5—5(5.5) мм дл. при цветении, при плодоношении (4.3)4.7—5.5(5.7) мм дл. (рис. 1, 3) 4. *P. comosa*.
- + Центральные прицветники значительно короче бутонов или равны им по длине, поэтому зацветающая кисть не имеет «хохолка», боковые прицветники вдвое короче цветоножек; цветки синие, светло-синие, бледно-голубые до почти белых, очень редко розовые 5.
- 5. Цветки от голубых до почти белых, с крылом при цветении 2—3(3.5) мм дл., при плодоношении 2.5—4(4.3) мм дл.; жилки на крыле слабо развиты, не анастомозируют друг с другом (рис. 2, 1, 2). Растения с розеткой тупых обратнойцевидных листьев, более крупных, чем стеблевые листья, или же розетка листьев отсутствует, но в этом случае у основания стебля имеется несколько более крупных, чем стеблевые, обратнойцевидных листьев 6.
- + Цветки от густо- до светло-синих, с крылом при цветении (4.5)5—7(7.5) мм дл., при плодоношении (5)5.5—8.5 мм дл.; жилки на крыле хорошо развиты, анастомозируют между собой, в результате чего образуется не менее 8—15 замкнутых камер (рис. 2, 3, 4). Растения без розетки листьев у основания (очень редко имеется подобие розетки из сближенных нижних стеблевых листьев, но в этом случае они заострены и по размерам меньше вышерасположенных) 7.
- 6. Растения, как правило, с хорошо развитой розеткой прикорневых листьев: цветки светло-синие или голубые (иногда встречаются альбиносные формы), с крылом при цветении 2.5—3(3.5) мм дл., при плодоношении 3.5—4(4.3) мм дл.; крыло, как правило, длиннее и лишь немного уже зрелой коробочки (рис. 2, 1) 5. *P. amarella*.
- + Растения без розетки прикорневых листьев, но у основания стебля с несколькими более крупными, чем стеблевые, обратнойцевидными листьями; цветки бледно-голубые до почти белых, с крылом при цветении 2—2.5 мм дл., при плодоношении 3—3.3 мм дл.; крыло, как правило, такой же длины или едва короче зрелой коробочки и значительно уже ее (рис. 2, 2) 6. *P. decipiens*.
- 7. Крыло при цветении (6)6.5—7.5 мм дл., при плодоношении 7—8.5 мм дл., такой же ширины, как зрелая коробочка или немного уже ее, по длине превышает ее на 1/4—1/10 (рис. 2, 3) 7. *P. vulgaris*.
- + Крыло при цветении 5—6(6.5) мм дл., при плодоношении 6.5—7.5 мм дл., в среднем на 1/7—2/5 уже зрелой коробочки, по длине равно ей или превышает на 1/20—1/7 (рис. 2, 4). *P. vaillantii*.

Род *Polygala* L., 1753, Sp. Pl.: 701; id., 1754, Gen. Pl., 5 : 315. — Тип: *P. vulgaris* L.

1—2. *Polygala hybrida* DC. s. l. (= *P. aggr. hybrida* DC.).

1. *Polygala wolfgangiana* Bess. ex Szaf., Kulcz. et Pawł., 1924, Rosl. Polskie, 325; Майоров, 2001, во Фл. Вост. Евр., 10 : 615. — *P. wolfgangiana* Bess. ex Ledeb., 1842, Fl. Ross, 1, 2 : 271, nom. nud., pro syn.; Яковлева, 1999, в Опред. высш. раст. Беларуси: 196. — *P. major* auct. non Jacq.: Downar, 1862, Bull. Soc. Nat. Moscou, 35 : 602. — *P. hybrida* auct. non DC.: Пачоский, 1897, Тр. Петерб. общ-ва естествоисп. 27, 2 : 87.

Описан из Белоруссии, Литвы и Украины («*P. Biał., Wileńszcz., Woł., zapewne i gdzindziej na wsch.*»).

Боры, опушки, зарастающие карьеры.

Вид в Белоруссии находится на северо-западной границе ареала. Спорадически встречается в Гомельской обл. (преимущественно вдоль долин Днепра и Припяти), известен из окр. г. Могилева, в Березинском биосферном заповеднике, Минском и Воложинском районах Минской обл. Имеется указание на произрастание вида в Беловежской Пуше (Пачоский, 1897; Szafer et al., 1924), но неизвестно, в какой ее части — белорусской или польской.

Общее распространение: Вост. Европа.

Этот вид ранее указывался для территории Белоруссии как *Polygala major* Jacq. (Downar, 1862) и *P. hybrida* DC. (Пачоский, 1897). Изучение гербарных материалов,

хранящихся в LE и KW, показало, что под этими названиями вышеуказанными авторами была приведена *P. wolfgangiana*. Вероятнее всего, к этому виду относятся и указания Линдемана (Lindemann, 1850) на произрастание в Белоруссии *Polygala major*, но гербарных материалов данного автора мы не видели.

Следует коснуться названия *Polygala hybrida* DC., вопрос о применении которого является в настоящее время дискуссионным. История использования данного названия хорошо изложена в статье В. Н. Тихомирова и С. Р. Майорова (Тихомиров, Майоров, 1992), но в ней не дается ответа на вопрос, к какому таксону следует применять данное название. Его нельзя использовать для *P. cretacea* Kotov и *P. wolfgangiana*, так как, согласно протологу, под названием *P. hybrida* было описано довольно мелкоцветковое растение. В то же время этот вид нельзя отождествлять с *P. comosa* Schkuhr, так как *P. hybrida* описана Декандалем, вероятнее всего, из степей Южного Урала («in desertis Uralensibus»), а при изучении гербарного материала в LE, МНА, MW мы могли убедиться в том, что *P. comosa* на Южном Урале практически отсутствует (одни из наиболее восточных местонахождений данного вида — в пойме р. Белой в Башкирии). При изучении гербарного материала по истодам Урала и Сибири, хранящегося в вышеуказанных Гербариях, мы смогли убедиться в том, что сибирские растения, определенные В. Н. Тихомировым и С. Р. Майоровым как *P. wolfgangiana*, не идентичны европейским. Сибирские растения более мелкоцветковые (крыло при цветении в среднем 5—5.5 мм дл.) и габитуально сходны с *P. comosa*, но имеют развитый гиофор и реснитчатые чашелистики. Кроме Сибири растения с подобными морфологическими признаками встречаются на Южном Урале и в Предуралье, где они контактируют с типичной *P. wolfgangiana*, а также с еще одним близким видом — *P. cretacea*. Именно этот сибирский мелкоцветковый истод, заходящий и в Восточную Европу, по нашему мнению, и следует называть *Polygala hybrida* DC., так как он соответствует всем данным протолога. Кроме того, при изучении микрофиш гербария Декандоля в LE мы могли убедиться, что изображенные на них растения по габитусу больше похожи на сибирский таксон, чем на *P. comosa* (к сожалению, низкое качество микрофиш не позволило нам решить этот вопрос определенно).

2. *Polygala cretacea* Kotov, 1939, Журн. Инст. бот. АН УРСР, 21—22(29—30) : 238; Невский и Тамаш. 1949, во Фл. СССР, 14 : 262; Майоров, 2001, цит. соч.: 615.

Описан из России (Белгородская обл.) «около Уразово, меловые обнажения на р. Оскол».

Склоны холмов, известковые карьеры.

Известен на территории Белоруссии только из 2 местонахождений: Логойский р-н Минской обл. (Красношвабское лесничество, недалеко от д. Чеботары, старая вырубка сосняка на склоне холма) и Осиповичский р-н Могилевской обл. (бывшие известковые карьеры в окр. остановочного пункта Гряда) (MSKU). Ранее вид для флоры республики не указывался. Данные точки являются крайними северо-западными местонахождениями данного лесостепного вида в Восточной Европе. Крайне интересен тот факт, что в обоих местонахождениях данный вид встречается совместно с еще одним лесостепным видом *Lathyrus pisiformis* L.

Общее распространение: Вост. Европа.

3. *Polygala* × *kotovii* Val. Tikhom. sp. nov. (*P. cretacea* × *P. comosa*).

Plantae perennes. Caules 15—35 cm alti, erecti vel basi ascendentes, foliorum radicalium nullis. Folia lineari-lanceolata, 1.5—3.5 cm lg., 1.5—3 mm lt. Inflorescentiae race-

mosae; bracteae mediae 3—4 mm lg., in racemo efflorescenti alabastris distincte longiores, apice eius comam constituentes; bracteae laterales 1.5—2.5 mm lg., pedicellis subaequantibus. Flores rosei; alae sub anthesi (5.2)5.5—6(6.3) mm lg., post anthesin ad 6—7(7.5) mm accrescentes; sepala abbreviata superior et inferiores margine ciliis singularibus obsita (sepala nonnulla ciliis carentes); stamina et tubus corollae per extensionem 3—3.5 mm adnata; gynophorum 0.5—0.8 mm lg. Capsulae pedicellatae, 5—5.5 mm lg., 3.1—3.8 mm lt.; pedunculi 0.5—0.8 mm lg.; semina saepe abortiva (Fig. 1, 2).

Т y п у с: «Belorussia, prov. Mohilev, Osipoviczi distr., prope stationem viae ferreae Grjada (1 km ad austro-orientem), fodina cretacea derelicta, *Salice* et *Pino* obducta, 21 VI 2001, N 00423, Val. N. Tikhomirov» (MSKU, i s o. LE, KW).

Affinitas. A specie *P. cretacea* partibus omnibus minoribus, corolla alae fere non longior, gynophoro brevior et sepalis parcius ciliatis differt. A specie *P. comosa* partibus omnibus maioribus, gynophoro bene evoluto et sepalis margine ciliatis differt. A specie simillima *P. wolfgangiana* floribus paulum minoribus roseis (nec caeruleis) differt. A speciebus omnibus supra indicatis sterilitate imperfecta differt.

Растения многолетние. Стебли 15—35 см выс., прямостоячие или у основания восходящие, без розетки прикорневых листьев. Листья линейно-ланцетные, 1.5—3.5 см дл. и 1.5—3 мм шир. Цветки собраны в кистевидное соцветие; центральные прицветники — 3—4 мм дл., в зацветающей кисти отчетливо длиннее бутонов и образуют хохолок; боковые прицветники 1.5—2.5 мм дл., примерно равны цветочкам. Цветки розовые; крылья во время цветения (5.2)5.5—6(6.3) мм дл., после цветения увеличиваются до 6—7(7.5) мм; верхний и нижние укороченные чашелистики по краю с единичными ресничками (некоторые чашелистики совсем не имеют ресничек); тычинки приросли к трубке венчика на 3—3.5 мм; гинефор 0.5—0.8 мм дл. Коробочки на ножках, 5—5.5 мм дл. и 3.1—3.8 мм шир., ножка 0.5—0.8 мм дл.; семена часто недоразвиты (рис. 1, 2).

Т и п: «Беларусь, Могилевская обл., Осиповичский р-н, окр. остановочного пункта Гряда (1 км к юго-востоку). Заброшенный меловой карьер, заросший ивняком и сосной, 21 VI 2001, № 00423, Вал. Н. Тихомиров» (MSKU, и з о т и п ы LE, KW).

Р о д с т в о: От *P. cretacea* отличается более мелкими размерами, венчиком, почти не выступающим за пределы крыла, более коротким гинефором и менее реснитчатыми чашелистиками. От *P. comosa* отличается более крупными размерами, наличием хорошо развитого гинефора и ресничками на чашелистиках. От морфологически наиболее близкого *P. wolfgangiana* отличается незначительно более мелкими розовыми (а не синими) цветками. От всех указанных видов отличается частичной стерильностью.

Растение названо в память известного украинского ботаника, специалиста по роду *Polygala* L., М. И. Котова.

Данный гибрид был найден нами при обследовании местонахождения *P. cretacea* в окр. остановочного пункта Гряда (Осиповичский р-н). Было обнаружено, что *P. cretacea* в данном локалитете довольно редок и приурочен преимущественно к склонам карьера. На дне карьера, в местах с полностью сформировавшимся травяным покровом, был довольно обычен *P. comosa*, а на промежуточных по условиям полужадернованных участках в массе произрастали промежуточные по признакам особи. Данный гибрид был частично стерил, но все же образовывал небольшое количество, по-видимому, жизнеспособных семян. Вероятно, он может быть встречен и в других местах совместного произрастания родительских видов.

Интересно отметить, что размеры растений одного из родительских видов *P. comosa* были в целом несколько крупнее, чем обычно (рис. 3). Это, по нашему мнению, говорит о том, что существует какой-то механизм интрогрессии генов *P. cre-*

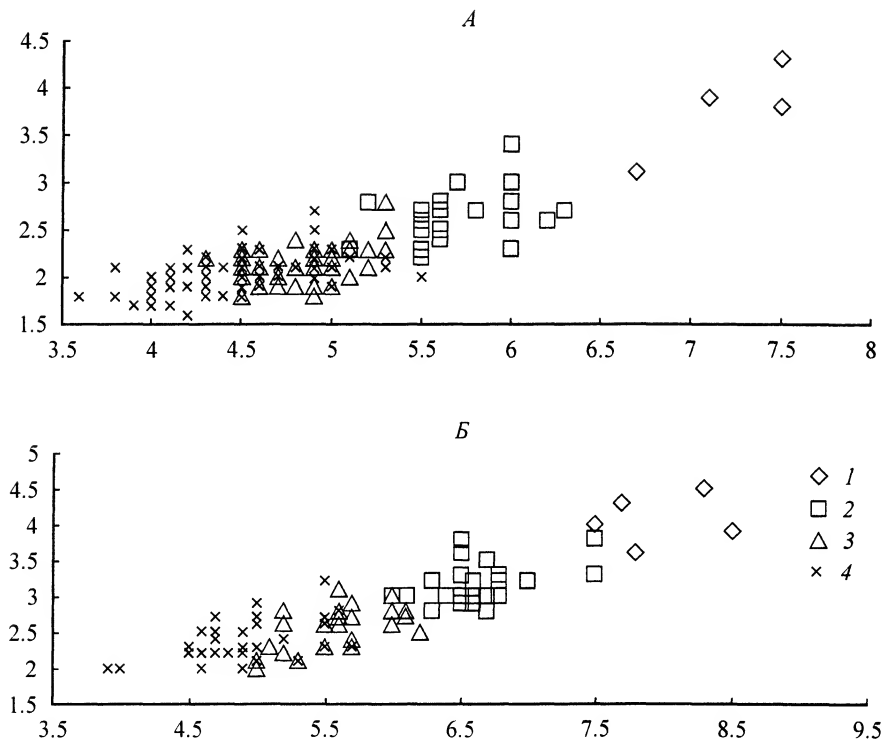


Рис. 3. Распределение растений по признаку длины и ширины крыла (А — во время цветения, Б — во время плодоношения).

1 — *P. cretacea*, 2 — *P. × kotovii*, 3 — *P. comosa*, 4 — выборка *P. comosa* (72 растения) с территории Белоруссии, хранящаяся в Гербарии MSKU. По оси абсцисс — длина крыла, мм; по оси ординат — ширина крыла, мм.

tacea в геном *P. comosa*. Подобное явление было описано также в Великобритании на примере таких видов, как *P. calcarea* и *P. vulgaris* (Lack, 1995).

4. *Polygala comosa* Schkuhr, 1796, Bot. Handb. 2 : 324, tab. 194; Невский и Тамаш. 1949, цит. соч.: 261; Томин, 1950, во Фл. БССР, 3 : 304; Козловская, 1967, в Определ. раст. Белорус.: 312; Майоров, 2001, цит. соч.: 615, р. р.

Описан из Германии («Wittenb. auf dem Uppolensberge»).

Луга, поляны, опушки, сухие склоны.

По всей Белоруссии обычно. Общее распространение: Сканд. (юг), Вост., Ср. и Атл. Европа, ?Средиз.

Гербарные материалы (Flora Polonica exiccata, N 313!), на основании которых для территории Белоруссии указывается восточноевропейский лесостепной вид *P. podolica* DC. (Dybowski, 1899), относятся к типичной *P. comosa*.

5—6. *Polygala amarella* Crantz s. l. (= *P. aggr. amarella* Crantz).

5. *Polygala amarella* Crantz, 1769, Stirp. Austr., ed. 2, 2, 5 : 438; Невский и Тамаш. 1949, цит. соч.: 257; Томин, 1950, цит. соч.: 304; Козловская, 1967, цит. соч.: 312; Майоров, 2001, цит. соч.: 614, р. р. — *P. amara* auct. non L.: Пашкевич, 1883, Тр. Петерб. общ-ва естествоисп. 13, 2 : 137; Пачоский, 1897, Тр. Петерб. общ-ва естествоисп. 27, 2 : 88.

Описан из Австрии («in Augaten, Brader»).

Сырые луга, склоны мелиоративных каналов, опушки.

На западе Белоруссии — изредка; на севере — редко; на востоке — очень редко (окр. г. Горки). На юго-востоке (Гомельская обл. и большая часть Могилевской обл.), по-видимому, отсутствует.

Общее распространение: Сканд., Вост., Ср. и Атл. Европа.

6. *Polygala decipiens* Bess., 1822, Enum. Pl. Volhyn.: 73. — *P. amarella* auct. non Crantz: Майоров, 2001, цит. соч.: 614, p. p., quoad syn. *P. decipiens*.

Лектотип (Крицька, Федорончук, Шевера, 2001): «*Polygala decipiens*. In uliginosis Volhyn» (KW!).

Сырые луга.

В Белоруссии известен из единственного местонахождения: «Беларусь, Гродненская обл., Новогрудский р-н, ~1 км к ЮВ от д. Вселюб Вселюбский с/с (~500 м от пересечения шоссе Новогрудок—Вересково с р. Плиса, вверх по реке). Закустаренный осоковый низинный луг между канав на правом берегу реки. Цветки почти белые (светло-голубые). Изредка. ~195 м над ур. м., № 1107/1, М. Джус, 17 VIII 2002» (MSKU!). Вероятно, к этому виду относятся указания И. Пачоского (1897) на произрастание в окр. Бреста «*P. amara* L. β *austriaca* Rehb. (sp.)», а также указания С. С. Станкова и В. И. Талиева (1949) на произрастание в Зап. Белоруссии *P. austriaca* Crantz.

Общее распространение: Вост. Европа (?эндемик Полесской низменности).

Мы не можем согласиться с объединением *P. decipiens* с *P. amarella* (Pawłowski, 1959; Майоров, 2001) или с *P. austriaca* (Невский, Тамамшян, 1949). По нашему мнению, это довольно хорошо обособленный вид, отличающийся от вышеуказанных видов значительно более мелкими белесыми цветками, мелким узким крылом, при плодоношении не превышающим зрелую коробочку, и почти полным отсутствием прикорневой розетки листьев. На *P. decipiens* очень похожи альбиносные формы *P. amarella*, которые также имеют довольно мелкие цветки. Но вследствие того, что у таких форм пропорционально уменьшаются все части цветка, крыло у них всегда превышает зрелую коробочку. При этом они имеют также хорошо развитую розетку прикорневых листьев. Не следует смешивать с *P. decipiens* также почти безрозеточные растения *P. amarella*, зацветающие в первый год, которые очень хорошо отличаются своими более крупными цветками.

7—8. *Polygala vulgaris* L. s. l. (= *P. aggr. vulgaris* L.).

7. *Polygala vaillantii* Bess., 1822, Enum. Pl. Volhyn.: 73. — *P. vulgaris* var. β . Bess., 1809, Prim. Fl. Galic., 2 : 104. — *P. intermedia* Eichw. 1830, Naturhist. Skizze: 174, excl. typo,¹ non DC., 1824. — *P. oxyptera* auct non Reichenb.: Пашкевич, 1883, Тр. Петерб. общ.-ва естествоисп. 13, 2 : 137. — *P. vulgaris* auct. non L.: Невский и Тамамш., 1949, цит. соч.: 259, p. p.; Томин, 1950, цит. соч.: 304, p. p.; Котов, 1955, цит. соч.: 106, p. p., quoad syn. *P. vaillantii*; Козловская, 1967, цит. соч.: 312, p. p.; Яковлева, 1999, цит. соч.: 196, p. p.; Майоров, 2001, цит. соч.: 615, p. p.

Лектотип (Крицька, Федорончук, Шевера, 2001): «*Polygala minor, vulgaris* flore coerulescens vel albo. Vaill. Bot. Par., t. 32. f. r. *Polygala vaillantii* mihi» (KW!).

Луга, поляны, опушки.

¹ Эйхвальд использовал название *Polygala intermedia* Eichw. для обозначения восточноевропейских мелкоцветковых истоков, но описал этот вид путем ссылки на описание и изображение *P. oxyptera* Reichenb. (*P. oxyptera* β *pratensis* Reichenb., 1823, Pl. Crit. 1 : 25, tab. 24 (b)) — центральноевропейского таксона, в Восточной Европе (за исключением Карпат) не произрастающего.

По всей территории республики обычно, к западу, по-видимому, несколько реже.

Общее распространение: Вост. Европа.

См. комментарии к следующему виду.

8. *Polygala vulgaris* L., 1753, Sp. Pl.: 702; Невский и Тамамш., 1949, цит. соч.: 259, р. р.; Томин, 1950, цит. соч.: 304, р. р.; Козловская, 1967, цит. соч.: 312, р. р.; Яковлева, 1999, цит. соч.: 196, р. р.; Майоров, 2001, цит. соч.: 615, р. р. — *P. alpestris* auct. non Reichenb.: Eichw., 1830, Naturhist. Skizze: 174.

Лектотип (Heubl, 1984): Herb. Linn. 882.6 (LINN).²

Луга, поляны, опушки, просеки, разреженные леса.

В западной и центральной частях Белоруссии, изредка.

Общее распространение: Сканд., Ср. и Атл. Европа.

Комплекс *Polygala vulgaris* L. s. l. является, вероятно, одной из самых сложных и наиболее изменчивых групп истонов, представленных во флоре Восточной Европы (McNeill, 1968). В Центральной Европе в пределах данной группы было описано большое количество таксонов видового и внутривидового ранга (Heubl, 1984).

На различия между восточноевропейскими и центральноевропейскими истодами из данной группы обращали внимание многие исследователи. Так, еще в 1809 г. В. Бессер (Besser, 1809) привел *P. vulgaris* var. β , которую позже (Besser, 1822) описал под названием *Polygala vaillantii*. Следует отметить, что Бессер, описывая новые виды, всегда предварительно собирал материал по уже описанным родственным таксонам. Работая с коллекцией Бессера в Киеве (KW), мы могли убедиться в том, что помимо мелкоцветковой *P. vaillantii* в ней были представлены и более крупноцветковые растения из Центральной Европы, называемые *P. vulgaris*, а также *P. oxyptera* Reichenb. В дальнейшем описанный Бессером таксон был забыт и изредка приводился лишь в синонимах. Только в обработке М. И. Котова *P. vaillantii* был упомянут отдельно, да и то только в примечании (Котов, 1955 : 107).

Все остальные попытки отграничить мелкоцветковые восточноевропейские истоны были связаны со стремлением отнести их к *P. oxyptera* Reichenb.

В 1830 г. Б. Эйхвальд (Eichwald, 1830) предложил для них название *Polygala intermedia* Eichw., описав его путем ссылки на *P. oxyptera* Reichenb. β *pratensis*, но данное название оказалось более поздним омонимом *P. intermedia* DC. В. Пашкевич (1883) и Д. П. Сырейщиков (1914) также приводят *P. oxyptera*, рассматривая данный вид в качестве внутривидового таксона *P. vulgaris* s. l. Но, как показало изучение гербарных материалов и литературных данных, *P. oxyptera* (для которого приоритетным является более раннее название *Polygala multicaulis* Tausch), за исключением Карпат, в Восточной Европе не встречается. Его восточная граница распространения проходит по территории Польши (Heubl, 1984; Pawłowski, 1958) и Западной Украины.

Анализируя изменчивость и распространение *P. vulgaris* L. s. l., мы могли убедиться в том, что данный комплекс на территории Восточной Европы представлен 3 видами: *P. multicaulis*, произрастающим в Карпатах, широко распространенным *P. vaillantii* Bess. с мелкими цветками и более крупноцветковым *P. vulgaris* s. str., встречающимся лишь на западе России (окр. Пскова и Плюсский р-н

² Как было установлено В. Jonsell и С. Е. Jarvis (Jonsell, Jarvis, 2002), материал Линнея, которым был типифицирован данный вид, представляет собой *Polygala comosa*. Мы используем данное название в традиционном смысле согласно ст. 57 МКБП (Международный..., 2001), так как *P. vulgaris* является кандидатом для консервации согласно ст. 14 МКБН.

Псковской обл.), в Прибалтике, центральных и западных районах Белоруссии, а также в западных районах Украины.

Следует отметить тот факт, что не всегда гербарные образцы, собранные в Белоруссии, можно без сомнений отнести к тому или иному виду. Изредка встречаются растения, промежуточные по признакам между *P. vulgaris* s. str. и *P. vaillantii*. По-видимому, данные виды при совместном произрастании способны гибридизировать друг с другом. Образующиеся при этом гибриды, вероятно, имеют пониженную семенную продуктивность, так как наши наблюдения в гербарии показывают, что у промежуточных по признакам между *P. vulgaris* и *P. vaillantii* растений коробочки часто (но далеко не всегда) опадают, не до конца созревая. Для окончательного выяснения вопроса о гибридизации вышеуказанных видов необходимы популяционные исследования, которые позволят оценить степень изменчивости в пределах всего ареала видов. Косвенно о возможности гибридизации между *P. vulgaris* и *P. vaillantii* может говорить и тот факт, что в литературе отмечены гибриды между *P. vulgaris* и *P. oxyptera* при совместном произрастании данных видов (Pawłowski, 1958).

Благодарности

Автор благодарит А. Н. Сенникова (Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН) и С. Р. Майорова (Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова) за ценные консультации и помощь в написании статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Козловская Н. В. Сем. *Polygalaceae* — Истодовые // Определитель растений Белоруссии / Под ред. Б. К. Шишкина, М. П. Томина, М. Н. Гончарика. Минск, 1967. С. 312.
- Котов М. І. Киятківі — *Polygalaceae* Lindl. // Флора УРСР. Київ, 1955. Т. 7. С. 99—113.
- Крицька Л. І., Федорончук М. М., Шевера М. В. Типіфікація видів судинних рослин, описаних з України: родини *Thymelaeaceae* Juss., *Lythraceae* St.-Hil., *Rutaceae* Juss., *Aceraceae* Juss., *Linaceae* DC. ex S. F. Gray, *Geraniaceae* Juss., *Polygalaceae* Lindl., *Celastraceae* R. Br., *Santalaceae* R. Br. // Укр. ботан. журн. 2001. Т. 58. № 1. С. 47—53.
- Майоров С. Р. Сем. *Polygalaceae* Hoffmanns. et Link — Истодовые // Флора Восточной Европы / Под ред. Н. Н. Цвелёва. СПб., 2001. Т. 10. С. 611—616.
- Майоров С. Р. Истоды (*Polygala* L., *Polygalaceae* R. Br.) во флоре Восточной Европы. Некоторые комментарии // Herba. The Moscow Electronic Botanical Journal (<http://herba.msu.ru/russian/journals/herba/10/>).
- Международный кодекс ботанической номенклатуры (Сент-Луисский кодекс), принятый Шестнадцатым Международным ботаническим конгрессом. Сент-Луис, Миссури, июль—август 1999 г. СПб., 2001. 210 с. (Пер. с англ.).
- Невский С. А., Тамашьян С. Г. Истодовые — *Polygalaceae* Lindl. // Флора СССР. М.; Л., 1949. Т. 14. С. 246—266.
- Пачоский И. К. Флора Полесья и прилежащих местностей // Тр. СПб. общ-ва естествоисп. СПб., 1897. Т. 27. Вып. 2. С. I—XIII, 1—260.
- Пашкевич В. Очерк флоры цветковых растений Минской губернии // Тр. СПб. общ-ва естествоисп. СПб., 1883. Т. 13. Вып. 2. С. 137—228.
- Станков С. С., Талиев В. И. Определитель высших растений европейской части СССР. М., 1949. 1151 с.
- Сырейщиков Д. П. Иллюстрированная флора Московской губернии / Под ред. А. Н. Петунникова. Ч. IV. Дополнения, поправки и критические заметки. М., 1914. 190 с.
- Тихолиров В. Н., Майоров С. Р. О некоторых видах рода *Polygala* L. (*Polygalaceae*) в Центральной России // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1992. Т. 97. Вып. 6. С. 120—124.
- Толмин М. П. Истодовые — *Polygalaceae* Juss. // Флора БССР. Минск, 1950. Т. 3. С. 302—305.
- Яковлева И. М. *Polygalaceae* R. Br. — Истодовые // Определитель высших растений Беларуси / Под ред. В. И. Парфенова. Минск, 1999. С. 195—196.

- Besser W. S. J. G. Primitiae florum Galiciae austriacae utriusque. Pars II. Vienne, 1809. P. I—VIII, 9—423.
- Besser W. S. J. G. Enumeratio plantarum huiusque in Volhynia, Podolia, Gub. Kiioviensi, Bessarabia cis-thyraica et circa Odessam collectarum, simul cum observationibus in Primitiae Florae Galiciae Austriacae. Vilnae, 1822. P. I—VIII, 1—111.
- Downar N. Enumeratio plantarum circa Mohileviam ad Borysthenem, nec non in ipso gubernio passim. collectarum anno 1861 // Bull. Soc. Nat. Moscou. 1862. T. 35. P. 600—607.
- Dybowski W. Skokowidz do zielnika flory polskiej // Kosmos. 1899. T. 24. S. 100—108, 350—386.
- Eichwald B. Naturhistorische Skizze von Lithauen, Volhynien und Podolien in geognostisch—mineralogischer, botanischer und zoologischer Hinsicht. Wilno, 1830. P. 1—266.
- Heubl G. R. Systematische Untersuchungen an mitteleuropäischen *Polygala*-Arten // Mitt. Bot. Staats-samml. München, 1984. Bd 20. P. 205—428.
- Jonsell B., Jarvis C. E. Lectotypifications of Linnaean names for Flora Nordica (*Brassicaceae* — *Apiaceae*) // Nordic J. Bot. 2002. Vol. 22. N 1. P. 67—86.
- Lack A. J. Relationship and hybridization between British species of *Polygala* — evidence from isozymes // New Phytol. 1995. Vol. 130. P. 217—223.
- Lindemann E. Prodromus florum Tschernigovianae, Mohilevianae, Minskianae nec non Grodnovianae // Bull. Soc. Nat. Moscou. 1850. T. 4. P. 446—547.
- McNeill J. *Polygala* L. // Flora Europaea. Cambridge, 1968. Vol. 2. P. 231—236.
- Pawłowski B. Krytyczne uwagi o polskich formach rodzaju *Polygala* L. // Fragm. Fl. Geobot. 1958. T. 3. P. 35—68.
- Pawłowski B. *Polygalaceae* // Fl. Polska. 1959. T. 8. P. 364—379.
- Szafer W., Kulczyński S., Pawłowski B. Rośliny Polskie. Lwów—Warszawa, 1924. P. I—XXXII, 1—736.

SUMMARY

A review of the Belorussian species of the genus *Polygala* and a brief key for their determination are given. As a result of the revision, 8 taxa are cited for the area under study. The neglected name *P. vaillantii* Bess. is restituted; the new hybrid *P. × kotovii* Val. Tikhom. (*P. cretacea* × *P. comosa*) is described.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.29

© Л. Г. Бязров,¹ М. П. Журбенко²НОВЫЕ И РЕДКИЕ ВИДЫ ЛИШАЙНИКОВ
С ХАНГАЙСКОГО НАГОРЬЯ (МОНГОЛИЯ)L. G. BIAZROV, M. P. ZHURBENKO. NEW AND RARE LICHEN SPECIES
FROM KHANGAI UPLAND (MONGOLIA)¹ Институт проблем экологии и эволюции РАН
119071 Москва, Ленинский пр., 33

E-mail: biazrov@genome.eimb.relarn.ru

² Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2

Факс (812) 234-45-12

E-mail: zhurb@MZ3838.spb.edu

Поступила 17.12.2002

Окончательный вариант получен 09.11.2003

Приведены данные об 11 видах лишайников, 6 из которых (*Arthonia glebosa*, *Caloplaca tominii*, *Dendroscopula umhausense*, *Lecanora geophila*, *Micarea incrassata* и *Psora luridella*) являются новыми для Монголии.

Ключевые слова: флористические находки, лишайники, Монголия.

Обработка коллекции лишайников, собранной на территории Хангайского нагорья (Монголия), выявила ряд новых или редких видов для Хангая и Монголии.

Хангай — обширное нагорье, расположенное в центре западной части Монголии, между 92 и 106° в. д. и примерно 46 и 50° с. ш. Это сложно устроенная поверхность, представляющая систему горных хребтов разной ориентации, сопки и разделяющих их долин. Абсолютная высота большинства хребтов 2000—3500 м, а максимальная — 3905 (4031) м. Соответственно здесь можно наблюдать разнообразие растительных сообществ от пустынных степей до таежноподобных лесов и тундровидных высокогорных гольцов.

Сборы лишайников проводились в 1970-е годы в составе совместной советско-монгольской комплексной биологической экспедиции АН СССР и АН МНР. Часть результатов была опубликована ранее (Бязров, 1989, 2001), но работа с коллекцией продолжается.

Морфология и анатомия лишайников изучались стандартными микроскопическими методами. Номенклатура в основном дана по Т. Л. Esslinger (1997—2000). Материал был собран Л. Г. Бязровым и передан для хранения в лихенологический Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (С.-Петербург — LE), а также в Гербарий Университета г. Грац (Австрия, GZU). Координаты мест сбора в Монголии определены по топографической карте масштаба 1 : 500 000.

Ниже приводится список 11 новых или редких для Монголии видов лишайников с перечислением изученных образцов, их местонахождений и комментариями. Для большинства образцов указаны их коллекционные номера, расположенные непосредственно после даты сбора. Виды, новые для Монголии, отмечены значком «*».

Anamylopsora pulcherrima (Vain.) Timdal

Ара-Хангайский аймак: Тэвшрулэх сомон, 47°25' с. ш., 101°58' в. д., выс. 1650 м 2 км к северу от Тэвшрулэх, степь, на камнях, 5 IX 1979, 6627; там же, 47°23' с. ш., 101°51' в. д., выс. 1660 м, степь, на камнях, 3 IX 1979, 9629; там же, 47°26' с. ш., 102°01' в. д., выс. 1700 м, 2.5 км к западу от горы Обот, вершина сопки, петрофитная степь, на скалах, 10 VII 1980, 5639, 6631; там же, 47°35' с. ш., 101°46' в. д., выс. 1610 м, петрофитная степь, на гранитных скальных обломках, 22 VIII 1978 (GZU); там же, 47°17' с. ш., 101°48' в. д., выс. 1820 м, левый берег р. Цэцэрлэг-Гол, на лавах, 14 VII 1972, 3120; там же, 47°25' с. ш., 101°47' в. д., выс. 1640 м, степь, на камнях, 25 IX 1979, 9628. Баян-Хонгорский аймак: Дзаг сомон, хр. Цахирын-Нуру, 46°15' с. ш., 99°15' в. д., выс. 1960 м, на скалах, 23 VI 1978. Булганский аймак: Бугат сомон, 11 км к северу от Бугат, гора Хушт-Булу-Ула, 49°10' с. ш., 103°45' в. д., выс. 1500 м, луговая степь, на камне, 29 VII 1977; Дашинчилэн сомон, гора Цэцэрлэг-Ула, 47°30' с. ш., 103°40' в. д., выс. 1920 м, на гранитных скалах, 29 VI 1972. Дзабханский аймак: Цохет сомон, 12 км к северу от Цохет, 48°35' с. ш., 98°55' в. д., выс. 2040 м, на скалах, 29 VI 1978; Отгон сомон, гора Отгон-Тэнгэр, 47°35' с. ш., 97°32' в. д., выс. 2650 м, на скалах, 12 VII 1976, 2406. Убсунурский аймак: Ундэр-Хангай сомон, гора Хан-Хухэй-Ула, 49°20' с. ш., 94°50' в. д., выс. 2060 м, на гранитном валуне, 23 VI 1973. Центральный аймак: Бурэн сомон, 17 км к северу от Унджула, вершина горы Увэр-Унджул-Ула, 47°56' с. ш., 105°33' в. д., выс. 1800 м, на скалах, 1 VII 1972, 3298. Южно-Гобийский аймак: Булган сомон, 18 км к северу от Булгана, 43°14' с. ш., 103°31' в. д., выс. 1160 м, на останце, 7 IX 1970.

Ранее для Монголии приводились 2 вида — *Lecidea hedinii* H. Magn. и *Psora pulcherrima* (Vain.) Elenk. (Голубкова, 1981; Schneider, 1979, и др.). Позднее E. Timdal (1984) показал, что эти таксоны относятся к одному виду *Lecidea pulcherrima* Vain., описанному из гор Копетдага в Туркмении (Wainio, 1887), а затем он же (Timdal, 1991) выделил его в особый род с типовым видом *Anamylopsora pulcherrima* (Vain.) Timdal. Помимо 2 названных таксонов, синонимом этого вида является и *Lecidea undulata* H. Magn., описанная из Китая (провинция Ганьсу) одновременно с *L. hedinii*.

A. pulcherrima указывалась для разных частей Монголии (Хэнтэй, Хангай, Монгольская Даурия, Средняя Халха, Прихубсугулье, Ховда, Гобийский Алтай). Наиболее широко этот вид распространен в Азии (Индия, Непал, Китай, Монголия, Россия, Афганистан, Киргизстан, Азербайджан), однако он известен и в Сев. Америке (Аляска).

**Arthonia glebosa* Tuck. (= *Toninia groenlandica* Lynge emend. Bredkina).

Ара-Хангайский аймак: Тэвшрулэх сомон, 16 км к северу от Тэвшрулэх, 47°28' с. ш., 102°04' в. д., выс. 1630 м, плоский гребень хребта с типчаковой степью, на мелкозем, 15, 22 VIII 1978, 706 (GZU), 788. Дзабханский аймак: Отгон сомон, гора Отгон-Тэнгэр, 47°35' с. ш., 97°32' в. д., выс. 2650 м, высокогорный луг, на мелкозем с растительными остатками, 12 VII 1976, 3175.

В Азии этот вид ранее находили лишь на севере России (плато Путорана и среднее течение р. Индигирка). Он также известен в Гренландии, Сев. Америке (США) и Антарктиде.

**Caloplaca tominii* Savicz

Дзабханский аймак: Цаган-Чулут сомон, вершина горы с отметкой «2563», 47°12' с. ш., 96°44' в. д., выс. 2500 м, степь, на мелкозем с растительными остатками, 25 VI 1978 (GZU).

Вид распространен в Азии (Россия, Туркменистан, Киргизстан, Казахстан, Афганистан), Европе (Украина, Грузия, Австрия, Скандинавия), Гренландии и Сев. Америке.

**Dendriscoaulon umhausense* (Auersw.) Degel. (= *Polychidium umhausense* (Auersw.) Henssen).

Булганский аймак: Орхон сомон, 11 км к северу от Бугата, 49°10' с. ш., 103°45' в. д., выс. 1540 м, северный склон горы близ ее гребня, лиственничный лес, на почве, 27 VII 1977.

D. umhausense, возможно, является свободно живущими цефалодиями *Lobaria amplissima* (Purvis et al., 1992), которая ранее для Монголии также не указывалась. В Азии этот вид отмечался в России (Саяны, Алтай, хребты Байкальский и Хамар-Дабан). М. П. Журбенко нашел его также в сборах Т. Н. Отнюковой из Тувы (Тоджинская котловина, заповедник «Азас», окр. кордона Красный Камень, 52°24' с. ш., 96°35' в. д., выс. 950 м, лиственничник разнотравный, на сухой замшелой гниющей лиственничной колодине, 15 VIII 1997). Этот вид известен также из Европы, Сев. Америки и Новой Зеландии.

Gypsoplaca macrophylla (Zahlbr.) Timdal (= *Lecidea macrophylla* Zahlbr., *Squamarina pamirica* Golubk.).

Баян-Хонгорский аймак: Дзаг сомон, вершина хр. Цахирын-Нуру у р. Байдариг, 46°15' с. ш., 99°15' в. д., выс. 1950 м, степь, на мелкозем с растительными остатками, 23 VI 1978 (GZU). Гоби-Алтайский аймак: Тайшир сомон, 47 км к западу от Гулина, 46°40' с. ш., 96°40' в. д., выс. 1650 м, сухая степь, на мелкозем с растительными остатками, 24 VI 1978, 651.

В Монголии *G. macrophylla* находили в Зап. Прихубсугулье, Джунгарской Гоби и Гобийском Алтае. В Азии вид известен также из Китая, России (п-ов Таймыр и среднее течение р. Индигирка), Киргизстана, Таджикистана. Отмечался в Европе (Австрия), Гренландии и Сев. Америке (Канада, США).

Lecanora crustacea (Savicz) Zahlbr. (= *Placolecanora crustacea* (Savicz) Korpacz.).

Дзабханский аймак: Отгон сомон, гора Отгон-Тэнгер, 47°35' с. ш., 97°32' в. д., выс. 2650 м, на скалах, 12 VII 1976, 2260; Тудэвтэй сомон, 33 км к югу от Тудэвтэй, 48°55' с. ш., 96°30' в. д., выс. 2000 м, гранитные скалы в ущелье с ручьем, на мелкозем в скалах, 11 VII 1976, 2208; Нумрэг сомон, перевал в 20 км к западу-северо-западу от Нумрэг, 48°50' с. ш., 96°50' в. д., выс. 1980 м, на мелкозем в скалах, 4 VII 1976, 2394.

Ранее *L. crustacea* находили в Восточной Монголии. В Азии она была известна также из России (плато Путорана, Зап. Саян, Камчатка). Этот вид отмечен и для Сев. Америки.

**Lecanora geophila* (Th. Fr.) Poelt

Дзабханский аймак: хр. Тарбагатай, перевал Солонготуин-даба, 48°15' с. ш., 98°54' в. д., выс. 2650 м, ерниковая тундра, на почве, 18 VI 1973, 2911.

На территории Азии вид *L. geophila* долгое время был известен только из Арктики (п-ов Таймыр), однако недавно был найден в горной тундре на Алтае, а также в высокогорьях Тибета. Известен из северных районов Сев. Америки и Гренландии.

**Micarea incrassata* Hedl.

Ара-хангайский аймак: Цэнхэр сомон, хр. Суврага-Хайрхан, вершина горы Суврага-Хайрхан-Ула, 47°05' с. ш., 101°20' в. д., выс. 3180 м, плоское плато с

обломками горной породы, на мхах, растущих на лессовой почве, 2 VIII 1973, 2886.

В Евразии этот вид достаточно широко распространен в Арктике и высокогорьях лесной зоны; он также известен из Сев. Америки (штат Колорадо, США) и даже найден на о-ве Кергелен на юге Индийского океана.

**Psora luridella* (Tuck.) Fink

Ара-Хангайский аймак: Булган сомон, магистральный хребет Хангая, перевал в верховьях рек Урд-Тамир и Туин-Гол, 46°50' с. ш., 100°45' в. д., выс. 2650 м, кобрезиевый луг, на мелкозем, 23 VIII 1977; Тарят сомон, левый берег р. Чулутын-Гол близ слияния с р. Алтатын-Гол, 48°29' с. ш., 100°30' в. д., выс. 2300 м, степь на плато, на мелкозем, 22 VIII 1979 (GZU); Тэвшрулэх сомон, гора Хайрхан в междуречье рек Хух-Сумэин-Гол и Цэцэрлэг-Гол, 47°15' с. ш., 101°50' в. д., выс. 2250—2400 м, степь, на мелкозем, 15 VI 1971, 3 VIII 1979, 938; там же, 47°23' с. ш., 101°56' в. д., выс. 1660 м, степь, на мелкозем, 3 IX 1979; там же, 3 км к западу от горы Обот, 47°26' с. ш., 102°01' в. д., выс. 1700 м, петрофитная степь на вершине сопки, на мелкозем, 10 VII 1980, 5387; там же, 47°26' с. ш., 102°01' в. д., выс. 1600—1700 м, степь на вершине хребта, на мелкозем, 23 VII 1971; 15, 24, 26, 31 VIII 1978, 4972, 6030, 8308, 8324; там же, 1 км к северу от вершины горы Ар-Гичгэнэ-Толгой, 47°27' с. ш., 102°07' в. д., выс. 1540 м, петрофитная степь на гребне увала, на мелкозем, 27 VI 1980, 5471; там же, 47°29' с. ш., 102°06' в. д., выс. 1600 м, степь, на мелкозем, 3 X 1979; там же, 47°19' с. ш., 102°06' в. д., выс. 1760 м, ковыльная степь с петрофитными пятнами, на мелкозем, 18 IX 1976, 530; там же, 47°24' с. ш., 101°52' в. д., выс. 1630 м, степь, на мелкозем, 18 IX 1976; там же, 47°40' с. ш., 102°14' в. д., выс. 1500 м, петрофитная степь, на мелкозем, 31 VII 1980, 4203. Дзабханский аймак: Тосон-Цэнгэл сомон, правый берег р. Идэр, 48°45' с. ш., 98°30' в. д., выс. 1960 м, степь, на мелкозем, 21 VI 1973, 2071, 2961. Увэр-Хангайский аймак: Баян-Ундэр сомон, перевал в 10 км к западу от Баян-Ундэр, 46°30' с. ш., 103°50' в. д., выс. 1810 м, степь, на наносах мелкозема в скалах, 9 VII 1978, 687; Улан-Ам сомон, гора Улан-Хошу-Обо, 46°24' с. ш., 103°25' в. д., выс. 1850 м, скалы, на мелкозем, 4 VII 1972, 3124.

Ранее в Азии вид был известен из России (среднее течение р. Индигирка). Он также указывался для Сев. Америки (США).

Psorula rufonigra (Tuck.) G. Schneider

Булганский аймак: Дашинчилэн сомон, гора Цэцэрлэг-Ула, 47°30' с. ш., 103°40' в. д., выс. 1950 м, на скалах, вместе со *Spilonema revertens* Nyl., 29 VI 1972.

Вид и ранее указывали для ряда регионов Монголии (Прихубсугулье, Хангай, Монгольская Даурия, Прихинганье). В Азии его находили в России (Саяны, Алтай, хребты Байкальский, Хамар-Дабан), Иране, Китае (Внутренняя Монголия), Японии. Он также распространен в Европе (Альпы, Болгария, Норвегия, Швеция), Сев. Америке (Канада, США), Южн. Америке (Мексика, Бразилия, Чили) и Антарктиде.

Toninia cinereovirens (Schaer.) A. Massal.

Булганский аймак: Дашинчилэн сомон, гора Цэцэрлэг-Ула, 47°30' с. ш., 103°40' в. д., выс. 1950 м, на мелкозем в скалах, 29 VI 1972, 6007.

В Монголии вид был известен ранее только из этого же места. В Азии он указывался для России (Зап. и Вост. Саян), Азербайджана, Китая, Индии. В Европе его отмечали в России (Полярный и Северный Урал), на Украине (Крым), в Чехии.

Австрии, Норвегии. Он также известен из Африки, Сев. Америки (США) и Южн. Америки (Боливия).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бязров Л. Г. Лишайники // Бязров Л. Г., Ганболд Э., Губанов И. А., Улзийхутаг Н. Флора Хангая. Л., 1989. С. 17—73.
- Бязров Л. Г. Новые виды лишайников для Хангайского нагорья (Монголия) // Новости сист. низш. раст. СПб., 2001. Т. 35. С. 120—124.
- Голубкова Н. С. Конспект флоры лишайников Монгольской Народной Республики. Л., 1981. 200 с.
- Esslinger T. L. A cumulative checklist for the lichen-forming, lichenicolous and allied fungi of the continental United States and Canada. North Dakota State University — <http://www.ndsu.nodak.edu/instruct/esslinge/chcklst/chcklst7.htm> (First Posted 1 December, 1997, Most Recent Update 15 May 2000), Fargo, North Dakota.
- Purvis O. W., Coppins B. J., Hawksworth D. L., James P. W., Moore D. M. (eds). The lichen flora of Great Britain and Ireland. London, 1992. 710 p.
- Schneider G. Die Flechtengattung *Psora* sensu Zahlbruckner // Bibliotheca Lichenologica. 1979. Bd 13. 308 S.
- Timdal E. The delimitation of *Psora* (*Lecideaceae*) and related genera, with notes on some species // Nordic Journal of Botany. 1984. Vol. 4. P. 525—540.
- Timdal E. *Anamylopsora*, a new genus in the *Lecideaceae* // Mycotaxon. 1991. Vol. 42. P. 249—254.
- Wainio E. Lichenes / Plantae Turcomanicae a G. Radde et A. Walter collectae // Acta Horti Petropolitani. 1887. Vol. 10. Fasc. 2. P. 551—562.

SUMMARY

11 interesting lichen species are listed. Six of them are new to Mongolia: *Arthonia glebosa*, *Caloplaca tominii*, *Dendriticocaulon umhausense*, *Lecanora geophila*, *Micarea incrassata* and *Psora luridella*.

УДК 582.5.9.94.998 (925.15)

Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 4

© И. М. Красноборов

ARTEMISIA PAMIRICA (ASTERACEAE) НА РУССКОМ АЛТАЕ И В РЕСПУБЛИКЕ ТЫВА

I. M. KRASNOBOROV. *ARTEMISIA PAMIRICA* (ASTERACEAE) IN THE RUSSIAN ALTAI
AND THE REPUBLIC OF TYVA

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
Поступила 16.10.2003

Приводится новый для флоры Сибири и России в целом вид полыни — *Artemisia pamirica* C. Winkl. Цитируются этикетки гербарных образцов этого вида, собранных на Алтае и в Республике Тыва.

Ключевые слова: флористические находки, *Artemisia pamirica*, Алтай, Республика Тыва, Сибирь.

Artemisia pamirica C. Winkl. — полынь памирская, была описана Винклером (Winkler, 1890) из окрестностей оз. Кара-Куль на Памире. Исследователями горных флор в Сибири не указывалась (Крылов, 1904; Крылов, Крашенинников, 1949; Со-

болеванная, 1953; Поляков, 1961; Малышев, 1968; Ревушкин, 1988; Красноборов, 1997, и др.).

По данным П. П. Полякова (1961), *A. pamirica* отличается от близкого вида *A. dracunculus* L. низкорослостью (30—40 см выс.), буроватым или фиолетово-буроватым стеблем и узкой, сжатой метелкой. У *A. dracunculus* стебель значительно длиннее, соломенно-желтый, а соцветие — раскидистая или узкая пирамидальная метелка. Кроме того, из диагнозов, приведенных Поляковым, четко видно отличие этих видов в генеративной сфере. Так, у *A. pamirica* в корзинке краевых пестичных цветков 12—13, в то время как у *A. dracunculus* их обычно 7. Поляков считает, что *A. pamirica* распространена в пределах Средней Азии, а за пределами бывшего СССР — в Джунгарии и Кашгарии.

По В. И. Грубову (1982), много лет изучавшему флору Монгольской Народной Республики, этот вид довольно широко распространен в западной и юго-западной ее части (Хобдо, Хангай, Монгольский Алтай, Котловина озер и др.). Будучи знакомым с типовым образцом *A. pamirica*, который хранится в С.-Петербурге (LE), Грубов указывает на дополнительные отличия *A. pamirica* от *A. dracunculus*. Так, в ключах по роду *Artemisia* в «Определителе сосудистых растений Монголии» (Грубов, 1982) он пишет, что у *A. pamirica* все листья цельные, ланцетовидные или продолговатые, корзинки почти сидячие, а у *A. dracunculus* нижние и средние листья иногда в верхней части глубоко трехлопастные, а корзинки на поникающих ножках 1—4(6) мм дл.

Во время работы в Западной Монголии и в юго-восточном Алтае наше внимание привлекли растения, которые, на первый взгляд, можно было определить как *A. dracunculus* L. var. *humilis* Kryl. (Крылов, 1904). Последняя разновидность, по данным П. Н. Крылова (1904), встречается в долине р. Чуя, Курайской степи и Алахе.

Детальное изучение гербарного материала, собранного в высокогорьях юго-восточного Алтая, Республики Тыва и Памира (Бадахшан), показало, что в высокогорьях юго-восточного Алтая и Тывы произрастает ранее не указывавшийся для Сибири вид *Artemisia pamirica* C. Winkl. (*A. dracunculus* L. var. *humilis* Kryl. (1904, Фл. Алтая и Томской губернии, 3 : 633 pp.)).

Ниже приводится перечень гербарных образцов, хранящихся в Новосибирске (NS), относимых нами к *A. pamirica* C. Winkl.

Изученные образцы: Республика Алтай, Кош-Агачский р-н, долина р. Уландрык, степной склон по левому берегу реки, 18 VII 1964, С. Тимохина; там же, выс. 1720 м, 50°15' с. ш., 89°10' в. д., окр. с. Кокоря, 3 км на запад от поселка, пойма р. Кокоря, галечники, 19 VII 1981, Д. Шауло; там же, урочище Кызылшин, в 2 км севернее пос. Кокоря, 50° с. ш., 89° в. д., песчаные отложения по днищам ущелий и по конусам выноса, 19 VII 1981, М. Данилов, Н. Сидоренко; там же, окр. с. Актал, ковыльно-остролодочниковая степь, 26 VII 1981, М. Ломоносова, В. Ханминчун; там же, хр. Чихачева, верховье р. Сайлюгем, степь, 18 VII 1992, И. Красноборов; там же, плато Укок, бассейн р. Джазатор, выс. 2500 м, по дороге на Калгутты, щебнистые россыпи по вершине, 22 VII 1992, И. Красноборов, А. Красников; там же, Южно-Чуйские Альпы, верховье р. Тархатты, выс. 2200 м, мелкодерновинная степь, 26 VII 1992, И. Красноборов; там же, долина р. Уландрык, выс. 2160 м, пойма, злаково-полюнный закустаренный луг, 07 VIII 2001, И. Красноборов, № 1464 КИМ; Республика Тыва, Эрзинский р-н, бассейн р. Тэс, в 55 км по дороге на Качик от с. Нарын, выс. 1700 м, выходы известняка, 28 VII 1972, И. Красноборов, Л. Косинцев; там же, Овюрский р-н, окр. пос. Саглы, подножье горы Мугур-Кориогор, полюнно-злаковая каменистая степь, 26 VII 1976, В. Ханминчун.

- Грубов В. И. Определитель сосудистых растений Монголии. Л., 1982. 442 с.
 Красноборов И. М. *Artemisia* L. — Полынь // Флора Сибири. Новосибирск, 1997. Т. 13. С. 90—141.
 Крылов П. Н. Флора Алтая и Томской губернии. Томск, 1904. Т. 3. С. 547—864.
 Крылов П. Н., Крашенинников Р. М. *Artemisia* L. — Полынь // Флора Западной Сибири. Томск, 1949. Вып. 11. С. 2760—2822.
 Малышев Л. И. Определитель высокогорных растений Южной Сибири. Л., 1968. 383 с.
 Поляков П. П. Полынь — *Artemisia* L. // Флора СССР. М.; Л., 1961. т. 26. с. 425—631.
 Ревушкин А. С. Высокогорная флора Алтая. Томск, 1988. 320 с.
 Соболевская К. А. Конспект флоры Тувы. Новосибирск, 1953. 245 с.
 Winkler C. *Decas nova compositarum novarum Turkestaniae nec non Bucharae incolarum* // Тр. Петерб. бот. сада. 1890. Т. 11. С. 229—333.

SUMMARY

A new species *Artemisia pamirica* C. Winkl. is cited for the flora of Siberia and Russia in whole. Herbarium labels of specimens collected in Altai and Tyva are quoted.

УДК 582.683.2

Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 4

© П. В. Веселова

НАХОДКА *DIPLLOTAXIS MURALIS* (BRASSICACEAE) В ЗАПАДНОМ КАЗАХСТАНЕ

P. V. VESELOVA. RECORD OF *DIPLLOTAXIS MURALIS* (BRASSICACEAE)
IN THE WESTERN KAZAKHSTAN

Институт ботаники и фитоинтродукции Министерства образования
и науки Республики Казахстан
480090 Казахстан, Алматы, ул. Тимирязева, 36 Д
Тел. (8-3272) 47-66-92
E-mail: envirc@nursat.kz
Поступила 15.09.2003

Приводится новый для флоры Казахстана вид — *Dipllotaxis muralis*, обнаруженный на северо-восточном побережье Каспийского моря.

Ключевые слова: *Dipllotaxis muralis*, ксенофит, флора Казахстана.

Dipllotaxis muralis (L.) DC. (двурядник постенный) — средиземноморский вид, в последнее время расширивший свой ареал благодаря влиянию антропогенного фактора. Помимо Европы, где этот вид довольно широко распространен как в естественных, так и в антропогенных ландшафтах, он встречается также в Северной Африке, Юго-Западной Азии и как заносное растение указывается для Южной Австралии (Heywood, 1964).

В Европе юго-восточная граница распространения *D. muralis* проходит по правому берегу р. Волги. За Волгой (на левом ее берегу) этот вид до сих пор не был отмечен. Наиболее восточные местонахождения в Европейской России были зарегистрированы в Волжско-Камском, Волжско-Донском и Нижне-Донском флористических районах. В рамках административного деления восточная граница распространения *D. muralis* проходит по территориям Удмуртии, Ульяновской, Саратовской и Волгоградской областей (Дорофеев, 2002).

В конце мая 2002 г. во время проведения флористических исследований *D. muralis* был найден нами на территории поселка совместного казахстано-американского нефтегазодобывающего и перерабатывающего предприятия Тенгизшевройл (СП ТШО), расположенного на северо-восточном побережье Каспийского моря. Административно территория этого поселка находится в пределах Атырауской обл. Западного Казахстана. Для Казахстана и Средней Азии род *Diploptaxis* DC., в частности вид *D. muralis*, приводится впервые.

Найденные в Западном Казахстане экземпляры *D. muralis* (Западный Казахстан, Атырауская обл., территория партнерства Тенгизшевройл, пос. СП ТШО, у стен жилого дома. 27 V 2002 г., П. В. Веселова) в момент сбора находились в стадии плодоношения. Наряду с последними распускавшимися и уже отцветшими цветками они имели молодые плоды и стручки со зрелыми семенами. Наши наблюдения за колонией *D. muralis* показали, что растения можно отнести к группе ксенофитов, т. е. случайно занесенных на данную территорию. Поскольку *D. muralis* обнаружен только на территории поселка, его можно отнести и к группе колонофитов. В этой группе объединены натурализовавшиеся виды, распространение которых ограничивается обычно местами заноса.

Первоначальный семенной материал, по всей видимости, занесен из районов Центральной Европы, так как колония обнаруженных растений локализована непосредственно у стен домов, стройматериалы для которых привозились из Венгрии. Строительство «Венгерского поселка», как называют его до сих пор, осуществлялось в 1980-е годы.

При вторичном флористическом обследовании в 2003 г. в конце апреля на прежнем месте произрастания *D. muralis*, к сожалению, не был обнаружен. Вполне возможно, что прошлогодний семенной материал из-за затяжных холодов 2003 г. еще не тронулся в рост. Задержка в развитии наблюдалась и у обычных для этих мест видов: *Lepidium perfoliatum* L. и *Descurainia sophila* (L.) Webb ex Prantl, которые в 2002 г. к концу мая также активно плодоносили, а по наблюдениям 2003 г. сформировали только розеточные листья. Однако представитель сем. *Brassicaceae* — полусорное растение *Chorispora tenella* (Pall.) DC., в это время находился в стадии цветения.

Таким образом пока не ясно, насколько основательно *D. muralis* натурализовался в этих новых для него условиях обитания и какова будет его дальнейшая стратегия выживания. Возможно, он так и останется в разряде колонофитов или «перейдет» в группу эпекофитов — натурализовавшихся видов, активно расселяющихся по антропогенным местообитаниям (Мерзлякова, 2001). Впрочем, нельзя исключить и третьего варианта — полного исчезновения вида с территории заноса.

Благодарности

Выражаю искреннюю благодарность В. И. Дорофееву за консультации при подготовке статьи.

Исследования проводились при финансовой поддержке ТОО «Казэкопроект».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Дорофеев В. И. Крестоцветные (*Cruciferae* Juss.) Европейской России // *Turczaninowia*. 2002. Т. 5. Вып. 3. 115 с.
- Мерзлякова И. Е. Соотношение синантропных элементов во флоре города Томска // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 11. С. 94—98.
- Heywood V. H. *Diploaxis* DC. // *Flora Europaea*. Cambridge, 1964. Vol. 1. P. 334—335.

SUMMARY

A new species to the flora of Kazakhstan, *Diploaxis muralis* is found on the north-western coast of the Caspian Sea.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92(47 + 57) : 58

© В. И. Мельник

ИОСИФ КОНРАДОВИЧ ПАЧОСКИЙ
(К 140-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ)

V. I. MELNIK. JOSEPH PACZOSKI (ON THE 140-YEARS ANNIVERSARY)

Национальный ботанический сад им. Н. Н. Гришко НАН Украины

01014 Киев, ул. Тимирязевская, 1

Тел. 295-04-80

Факс 295-26-49

E-mail: melnik@botanical-garden.kiev.ua

Поступила 03.06.2003

На заседании Киевского общества естествоиспытателей 30 января 1888 г. профессор зоологии Киевского университета И. В. Бобрецкий, ходатайствуя о предоставлении научной командировки молодому, 24-летнему, Иосифу Пачоскому, сказал: «Господин Пачоский в одинаковой степени обладает сведениями как по систематике растений, так и по систематике животных..., представляя собою так редкий в настоящее время тип натуралиста в линнеевском смысле». Таким натуралистом в линнеевском смысле Иосиф Пачоский оставался всю жизнь и внес неоценимый вклад в развитие ботаники, зоологии, лесоведения, охраны природы, науковедения.

Юзеф (Иосиф Конрадович) Пачоский родился 8 декабря 1864 г. в польской семье в с. Белгородка Волынской губернии (Изяславский р-н Хмельницкой обл.). С детских лет он интересовался окружающей природой. Больше всего он любил экскурсии в лес и охоту. Эту любовь к природе он сохранил до конца своих дней.

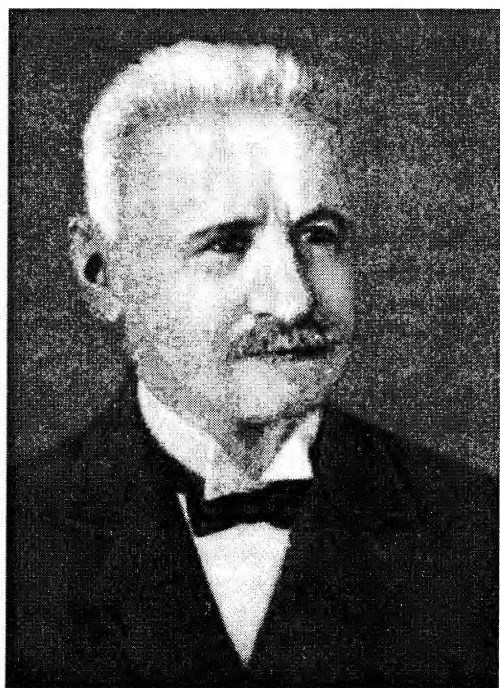
Пачоский учился в Ровенском реальном училище и в Уманском училище земледелия и садоводства. Его первым учителем ботаники в Умани был Владислав Skorobyshevskii, который впоследствии стал директором Никитского ботанического сада в Крыму. Свою признательность учителю Пачоский выразил, назвав в его честь новый для науки вид растений *Cytisus skorobiszewskii*.

С 1888 г. Пачоский работает лаборантом-садовником в ботаническом саду Киевского университета. В 1894 г. изучает ботанику под руководством профессора Киевского университета, известного флориста, автора «Флоры Средней и Южной России» И. Шмальгаузена. Однако обучение он не закончил и диплом об окончании университета не получил.

В 1897 г. И. К. становится активным членом Киевского общества испытателей природы, которое систематически командировало его в разные регионы страны для изучения флоры и фауны. С 1888 по 1893 г. он проводит исследования растительности причерноморских степей, низовий рек Дон и Дунай, Крыма и Кавказа, калмыцких степей. С научными сообщениями о своих экспедиционных исследованиях И. К. неоднократно выступал на заседаниях общества. В «Записках Киевского общества естествоиспытателей» были опубликованы первые научные работы «Очерки

флоры окрестностей г. Умани» (1887), «Материалы для флоры Заславского и Ковельского уездов Волынской губернии» (1888), «О фауне и флоре окрестностей г. Владимира-Волынского» (1888), «О растительности г. Николаева» (1889), «Описание новых и малоизвестных растений Херсонской губернии» (1889) и др.

В 1894 г. И. К. переезжает в Петербург и поступает на работу в Императорский С.-Петербургский ботанический сад, где в 1894—1895 гг. исполняет обязанности помощника хранителя музея. Летом 1894 г. на средства Департамента земельных улучшений Пачоский был командирован в Полесье для изучения влияния осушения болот на растительность. Полученные материалы легли в основу капитальных ботанических работ «Флора Полесья и прилежащих местностей» (1897—1900) и «О formacjach roślinnych i o pochodzeniu flory poleskiej» (1900).



Весной 1895 г. Пачоский переезжает из Петербурга в Дубляны вблизи г. Львова, где работает ассистентом на кафедре ботаники Сельскохозяйственного института. В этот период он проводит полевые исследования флоры Западной Подолии, Буковины, Венгрии, Бессарабии.

В 1897 г. И. К. был приглашен Херсонской земской управой на должность губернского энтомолога. С этого времени начинается продолжительный четвертьвековой этап в жизни ученого, связанный с работой на юге Украины. Главной задачей И. К. как энтомолога было систематическое изучение вредителей сельского хозяйства и разработка мероприятий по борьбе с ними. Свою работу в Херсоне он начал с основания энтомологического музея, который вскоре преобразовался в естественноисторический музей. И. К. был назначен его директором и руководил музеем с 1898 по 1922 г. В 1906 г. Пачоский публикует «Объяснительный каталог естественноисторического музея Херсонского губернского земства». Музею были переданы энтомологической комиссией коллекция птиц и млекопитающих А. А. Браунера, гербарий 686 видов, собранный И. З. Рябковым. И. К. собрал большие коллекции растений, насекомых, птиц, рыб, минералов. Гербарий постоянно пополнялся сборами Пачоского не только из Херсонской губернии, но и с других территорий — Волынской, Киевской, Люблинской, Подольской и Полтавской губерний, Крыма, Кавказа, Татр, Галиции, Австрии, Венгрии, и на 1905 г. коллекция растений насчитывала 6000 образцов 1500 видов. С первых дней существования музея И. К. обменивался дуплетами со многими ботаниками и гербариями мира. Вследствие интенсивного поступления материалов, уже на 1909 г. насчитывалось около 20 тыс. листов гербария. В 1897—1919 гг. И. К. была собрана коллекция плодов и семян, насчитывающая 976 образцов. При музее была создана библиотека, которая постоянно пополнялась новыми книгами и журналами. Таким образом, музей стал крупным научным центром на юге Украины.

Для популяризации сведений о вредных насекомых И. К. писал научно-популярные статьи, печатавшиеся в газете «Юг», в «Известиях Елисаветградского общества сельского хозяйства». Ежегодно в «Сборнике Херсонского земства» он публиковал отчеты о своей деятельности.

Работая в Херсоне, И. К. проводил полевые исследования флоры и фауны. Много внимания он уделял изучению растительного покрова Днепровского уезда Херсонской губернии (ныне Цюрупинский р-н Херсонской обл.). По материалам своих полевых исследований, начиная с 1902 г., он публикует 2 выпуска ботанико-географического очерка «По пескам Днепровского уезда».

С особым интересом И. К. изучал растительный покров Аскания-Нова. Он был инициатором охраны этого уникального степного комплекса. По его совету в 1898 г. хозяин усадьбы Аскания-Нова Ф. Е. Фальц-Фейн взял под охрану 2 участка целинных степей Аскания-Нова. Это был один из первых резерватов в Украине.

В этот период Пачоский изучает растительность не только Херсонской губернии. В 1908 г. он совершает поездку в Бессарабию, где исследует Кодры, северную часть Приднестровья. В результате этой поездки вышли в свет монографии И. К. Пачоского «Материалы по флоре Бессарабии» (1912) и «Очерк растительности Бессарабии» (1914).

Интенсивно изучая растительный покров, И. К. в 1912—1914 гг. даже свой отпуск проводил в экспедициях по Киевской и Подольской губерниям. В 1913 г. в Херсонской губернии было создано специальное бюро по изучению сорных растений, а в 1915 г. на Аджамской сельскохозяйственной опытной станции был организован опытный участок по изучению сорных растений. Не оставляя работы в музее, И. К. руководил работами по изучению биологии сорных растений. Его помощником был назначен Н. И. Лебедев. Исследования проводились в 1915—1916 гг. В итоге проведенных опытов и наблюдений была опубликована совместная работа Пачоского и Лебедева «Результаты исследования сорно-полевой растительности на Аджамской сельскохозяйственной опытной станции» (1916).

В 1915—1917 гг. И. К. изучает растительность долин Днепра, Южного Буга, Днестра и Северного побережья Черного моря. 30 апреля 1917 г. он был единогласно избран почетным членом Общества Сельского хозяйства Южной России.

В 1918 г. в г. Херсоне был открыт Политехнический институт. И. К., не оставляя работы в музее, занял должность профессора ботаники. На агрономическом факультете он читал лекции по морфологии растений и фитосоциологии. Эти лекции были настолько увлекательными, что их посещали не только студенты, но и преподаватели института и все, кто интересовался проблемами ботаники.

Лекции И. К. по морфологии растений были опубликованы в 1919—1920 гг. в двух выпусках в виде учебника «Морфология растений». «Это не описательная морфология или органография, какую мы встречаем в многих учебниках и руководствах, — это философски продуманный курс, в котором идея постоянной эволюции организмов на земном шаре проходит от начала до конца», — такую высокую оценку учебника дал выдающийся ботаник профессор Юрьевского университета Н. И. Кузнецов («Ботаническое обозрение». 1922. Т. 1. № 2).

В 1921 г. в г. Херсоне вышел в свет первый в мире учебник по фитосоциологии «Основы фитосоциологии» Пачоского.

Как уже указывалось, И. К. с особым интересом изучал растительность заповедника Аскания-Нова. После февральской революции 1917 г. заповедник перешел в собственность государства. В начале июня 1917 г. Министр-Председатель Временного правительства князь Львов назначил И. К. «комиссаром Временного правительства для охраны парка с вымирающими видами редких животных имения Аскания-Нова».

После октябрьской революции в 1919 г. был издан декрет советской власти об организации в Аскания-Нова заказника «Чапли», который находился в ведении Наркомзема Украины. Весной 1922 г. И. К. был назначен заведующим ботаническим отделом научно-степной станции заповедника «Чапли». Осень и зиму 1922—1923 гг. Пачоский провел в Аскания-Нова, занимаясь научной и административной работой. Результатом постоянных стационарных наблюдений над растительным покровом заповедной степи явились его публикации «Наблюдения над растительным покровом степей Аскания-Нова в 1922 г.» (1928) и «Наблюдения над целинным покровом в Аскания-Нова в 1923 г.» (1924), «Целинная заповедная степь Аскания-Нова» (1924).

Под руководством Пачоского в Аскания-Нова работал молодой талантливый ботаник-степовед С. А. Дзевановский. В июле 1922 г. И. К., его сын Конрад и Дзевановский организовал трехнедельную экспедицию из Аскания-Нова в Крым — на Ай-Петринскую яйлу.

Летом 1923 г. Пачоский совместно с известным лесоведом Г. Н. Высоцким составляют план Асканийского парка. В сентябре 1923 г. И. К. покидает Аскания-Нова и переезжает в Польшу.

В период с 1923 по 1928 г. И. К. — первый директор резервата Беловежская Пушча. Он интенсивно исследует растительность Беловежской Пуши, проходя ежедневно по 15—20 км. Результатом его научных исследований в Беловежской Пуше являлась публикация статей «Świerk w ostepach Białowieży» (1925), «Dabrowy Białowieży» (1926), «Lipa w masywie Białowieskim» (1928) и др. В 1920 г. выходит в свет капитальная монография И. К. Пачоского «Łasy Białowieży».

С 1925 г. И. К. — профессор кафедры систематики и социологии растений на естественно-математическом факультете Познаньского университета. В 1926 г. ему присваивают почетное звание Doctor honoris causa. Вначале Пачоский приезжал для чтения лекций из Беловежской Пуши в зимний период года, а в 1928 г. он переселяется в Познань. Работая в Познани, Пачоский совмещает чтение лекций с научно-исследовательской работой не только в пределах Польши, но и на Балканах. В 1929 г. путешествует по Югославии, уделяя особое внимание изучению лесов Боснии. Результаты этих исследований были опубликованы в работе «Łasy Bosny» (1929).

В 1930 г. И. К. совершил экспедицию в Болгарию, в ходе которой были обнаружены новые для флоры Балкан виды. Собранный гербарий из 2800 образцов балканских растений был передан в Гербарий Познаньского университета.

В 1931 г. Пачоский выходит на пенсию. Кафедра, которой он заведовал, была ликвидирована, а ее персонал переведен на кафедру общей ботаники. В 1932 г. И. К. покупает усадьбу Серослав в 20 км западнее Познани, где собственноручно посадил более 1000 саженцев плодовых деревьев и занимался изучением их экологии и морозостойчивости. Уже после смерти ученого в 1952 г. вышла в свет его работа «Dynamika uszkodzeń mrozowych naszych drzew owocowych», написанная по материалам его помологических наблюдений. В 1938 г. И. К. был восстановлен на работе в Познаньском университете. Он получает звание заслуженного профессора и продолжает работать до 1939 г.

Во время немецко-фашистской оккупации Польши Пачоский пребывал в г. Серославе. В феврале 1942 г. гестаповцы зверски избили внука Пачоского. Это тяжелое потрясение послужило причиной смерти И. К. Он скончался 14 февраля 1942 г. на 78-м году жизни от паралича сердца и был похоронен на кладбище в с. Люсово в 4 км от г. Серослава. По инициативе Познаньского отделения Польского ботанического общества прах Пачоского в 1959 г. был перезахоронен на Cmentarz Zasłużonych в Познани. На памятнике ученого написано: «Творцу фитосоциологии док-

тору Honoris causa Познаньского университета Юзефу Пачоскому, исследователю обширных территорий польских, русских, балканских. Отделение Ботанического общества в Познани».

Научное наследие Пачоского состоит из более чем 300 работ по ботанике, зоологии, географии, лесоведению, науковедению. Невзирая на то что Пачоский по долгу службы был преимущественно зоологом (энтомологом), его вклад в ботаническую науку более значительный, чем в зоологию.

Его талант ученого-ботаника в полной мере раскрылся в таких превосходных учебниках, как «Основы фитосоциологии», «Морфология растений», «Wstęp do filogenii», «Podstawowe zagadnienia geografii roślin» в монографиях «Życie gromadne roślin», «Skice fitosocjologiczne», «Lasy Białowieży», «Biologiczna struktura lasu», «Bioindukcja w państwie roślinnym», «Pietrowose lasu» и многих других. Диапазон научно-исследовательской деятельности И. К. в области ботаники был чрезвычайно широк — от систематики до физиологии растений. Наибольший вклад он внес в фитогеографию, систематику и фитосоциологию.

Как ботанико-географ И. К. был одним из лучших знатоков растительного покрова Восточной Европы на пространстве от Литвы до берегов Черного моря, от балканских лесов до калмыцких степей.

В своих первых ботанических работах И. К. описывает флору и растительность окрестностей городов Умань, Владимир-Волынский, Николаев, отдельных регионов Полесья, Волыно-Подоллии, Приднепровья, Северного Причерноморья. Ценность этих ранних публикаций И. К. Пачоского возрастает с каждым годом. Детальные, почти топографические описания флоры и растительности отдельных регионов, выполненные молодым Пачоским, дают прекрасную основу для сравнительного изучения флоры и позволяют установить их антропогенные изменения.

Величайшим вкладом в региональную флористику является «Флора Полесья и прилежащих местностей», опубликованная в «Трудах Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей» (1897—1900). До сих пор это единственная флора для всего полесского региона. Вышедшая в 1900 г. работа Пачоского «O formacjach roślinnych i pochodzeniu flory poleskiej» — это первое описание растительных сообществ Полесья и первая работа о генезисе флоры Полесья.

Благодаря научной деятельности Пачоского в Херсоне причерноморские степи являются одним из наиболее изученных в ботанико-географическом отношении регионов Украины. В работе «Материалы для флоры степей юго-восточной части Херсонской губернии» (1890) дан обстоятельный исторический обзор изучения флоры Северного Причерноморья. Следует заметить, что до проведения его исследований были лишь фрагментарные разрозненные сведения о флоре этого региона.

И. К. впервые описывает новые для науки виды растений *Cerastium shmalhauseni*, *Genista scythica*, *Centaurea hypanica*, *Nonna pulchella*, *Carex dubia*. В 1914 г. он публикует «Херсонскую флору» посвященную своим учителям Скробышевскому и Шмальгаузену. В объемном томе (548 с.) автор описывает папоротниковидные, голосеменные и однодольные растения края. В основу написания «Херсонской флоры» были положены собранные автором гербарные материалы, хранящиеся в музее Херсонского губернского земства. Из 1500 видов флоры Херсонской губернии Пачоский описал 335 видов, приведя детальные сведения о географическом распространении и условиях местообитаний каждого вида. К сожалению, вышел только 1 том из области описательной флористики.

В период с 1915 по 1927 г. опубликован трехтомный труд И. К. «Описание растительности Херсонской губернии» (т. 1 «Леса», 1915; т. 2 «Степи», 1917; т. 3

«Плавни, пески, солончаки, сорные растения», 1927). Особый интерес представляет вводная глава этой книги, в которой он рассмотрел общие закономерности строения растительных сообществ и впервые ввел в науку ныне широко распространенные термины: зональная, экстрazonальная и азональная растительность.

Особую научную ценность представляет синтетическая теоретическая работа Пачоского «Основные черты развития флоры юго-западной России» (1910), в которой впервые сформулирована мысль о реликтовом характере флоры Волыно-Подоллии, которая послужила источником для формирования флор Полесья и Причерноморских степей. Выход в свет этой работы ознаменовал собою кардинально новый этап флористических исследований в этом регионе.

Пачоский внес свой вклад не только в изучение растительного покрова Украины и Молдовы, но и степей Калмыкии. В опубликованной в 1892 г. работе «Флористические и фитогеографические исследования калмыцких степей» он дал первую ботанико-географическую характеристику этого уникального региона, расположенного на границе Европы и Азии.

И. К. был превосходным систематиком растений. Он описал новые для науки виды *Cytisus skrobiszewskii*, *Genista scytica*, *Euphorbia tanaitica*, *Asperula taurica*, *Ranunculus zapalowiczii*, *Cerastium schmalhauseni*, *Juncus tyraicus*, *Nonea pulchella*, *Papaver albitlorum*. Типы этих видов хранятся в гербарии Херсонского краеведческого музея. Он был автором обработки сем. *Ranunculaceae* во «Флоре Польши» (*Flora Polska*, 1927).

И. К. Пачоский — основоположник новой науки фитосоциологии — науки о растительных сообществах. Первые фитосоциологические идеи были изложены в работе «Стадии развития флоры» (1891). Он обосновывает выделение новой науки о генезисе, жизни и развитии растительных ассоциаций (формаций) и называет эту науку флорологией, указав на ее близость к социологии. Он пишет о том, что растительные сообщества имеют свою структуру и являются стадиями развития растительного покрова, развиваясь от более простых по своей структуре и биологии к более сложным. Не совсем удачный термин «флорология» для обозначения науки о растительных сообществах был заменен в работе «*Życie gromadne roślin*» (1896) более удачным термином «фитосоциология».

Итогом 30-летних фитосоциологических исследований И. К. явилась его монография «*Szkice fitosocjologiczne*» (1925), в которой он рассматривает историческое развитие науки о растительных сообществах со времен Александра Гумбольдта, который впервые ввел в науку термин «ассоциация». На основании многолетнего опыта изучения растительного покрова Пачоский выделяет различные типы ассоциаций — агрегации или одновидовые сообщества, в которых взаимоотношения между растениями проявляются в слабой степени, и гетерогенные сообщества, которые состоят из элементов неоднородных в генетическом, биологическом и экологическом смысле. Растения, входящие в сообщество, И. К. подразделяет на компоненты, которые составляют основу сообществ, и ингредиенты — растения, расположенные среди компонентов. Компоненты образуют среду растительных сообществ и формируют фитоклимат. Указывая на специфичность климатического режима различных растительных сообществ, И. К. впервые обосновывает понятие «фитоклимат».

Свои фитосоциологические идеи Пачоский изложил в учебнике «Основы фитосоциологии» (1921). Это был первый в мире учебник по фитосоциологии.

Таким образом, И. К. впервые ввел в научный обиход термин «фитосоциология» в России и Польше. Во Франции этот термин вошел в науку только в 1910 г., в США — в 1917 г., в скандинавских странах — в 1919 г. В русской геобота-

нике этот термин прочно утвердился с 1910 г. Горячим его пропагандистом был В. Н. Сукачев, который выступил в его поддержку на XII съезде естествоиспытателей и врачей. На III Всесоюзном съезде ботаников в г. Ленинграде в 1928 г. фитосоциология была подвержена резкой критике. «Члены растительного сообщества связаны между собой лишь экологически; экология и есть единственный путь для изучения закономерностей растительного покрова; нет каких-либо специальных фитосоциологических методов и нет надобности употреблять термин „фитосоциология”» — указывалось в материалах съезда (Трасс, 1976). Было принято решение заменить термин «фитосоциология» термином «фитоценология», который долгое время употреблялся в советской геоботанике.

Свои фитосоциологические идеи И. К. развивал в работах по лесоведению. Наиболее известной среди ботаников и лесоведов Европы является капитальная монография «Łasy Białowieży» (Poznań, 1930). В ней дан подробный анализ типов леса, одним из первых был применен биометрический метод для анализа древостоев. Все разнообразие лесов Беловежской Пуши Пачоский сводит к 6 основным типам: 1) груды — широколиственные леса с преобладанием граба, с участием липы, ясени, береста, дуба, подлеском из неморальных трав, приуроченные к наиболее плодородным почвам; 2) олесогруды — поемные леса, основу которых составляет ольха черная, с участием ясени, граба и дуба в притеррасной части; 3) ольшаники — антропогеннопроизводный тип, под влиянием выпаса скота гибнут лесные компоненты древесного яруса, остается только ольха; 4) ельники — широко распространенный тип леса в Пуще, при этом наблюдается широкое внедрение подроста ели в другие типы леса; 5) сосновые боры — также широко распространены в Беловежской Пуще; 6) дубравы — занимают наименьшую площадь среди лесных формаций Беловежской Пуши, при этом выделяются дубравы, образованные *Quercus robur* и *Quercus petraea*.

Дубравам Беловежской Пуши И. К. уделяет особое внимание. Он вступает в дискуссию с немецким лесоведом Ляутеншлагеном, который полагал, что дубравы Беловежской Пуши имеют искусственное происхождение, поскольку приурочены к малоподходящим почвам и обладают плохим ростом. Пачоский пишет, что растения вообще редко произрастают в оптимальных для них условиях. Важнейшим фактором их распространения являются не физические условия местообитаний, а фитосоциальная среда. В пользу естественного произрастания дубрав в Беловежской Пуще свидетельствует целый ряд растений, которые здесь приурочены только к дубравам. Это *Adenophora liliifolia*, *Astrantia major*, *Centaurea phrygia*, *Cimicifuga foetida*, *Inula hirta*, *Laserpitium latifolium*, *Peucedanum cervaria*, *Pimpinella magna*, *Thalictrum simplex*, *Trifolium rubens*. Эти виды, а также *Quercus petraea*, *Abies alba*, *Taxus baccata*, *Hedera helix* в Беловежской Пуще являются реликтами межледникового периода.

И. К. убедительно доказал, что Беловежская Пуща является лучшим и наименее антропогеннонарушенным лесным массивом Европы. До этого среди лесоведов преобладало мнение, что лучшим и наименее антропогеннонарушенным лесным массивом Европы являются леса Боснии (Rubner, 1925). В 1928 г. И. К. детально обследовал леса Боснии и опубликовал результаты своих исследований в статье «Łasy Bosny» (Sylwan, 1929). В ходе сравнительного изучения лесов Беловежской Пуши и Боснии И. К. Пачоский приходит к выводу, что отдельные небольшие массивы пихтово-еловых лесов Боснии превосходят беловежские леса, но в целом леса Боснии сильно нарушены в связи с отрицательным влиянием выпаса скота. В целом же Беловежская Пуща является лучшим и наименее антропогеннонарушенным лесным массивом Европы. В работе «Biologiczna struktura lasy» (1928) И. К. рас-

смаатривает лес как сложный комплекс растительного мира, почвы, климата и животного мира и рекомендует вести лесное хозяйство на экологической основе.

Научные заслуги И. К. были оценены еще при его жизни. Свидетельством этому являются названные в его честь виды растений *Centaurea paczoskii* Kotov et Klok., *Cytisus paczoskii* V. Krecz., *Gagea paczoskii* Grossh., *Lamium paczoskianum* Woroschilow, *Allium paczoskianum* Tuzson, *Corydalis paczoskii* Busch., *Jurinea paczoskiana* Iljin, *Pyrethrum paczoskii* Zefirow.

В 1932 г. в честь 45-летия научной деятельности И. К. ему был посвящен отдельный том журнала «Acta Societatis Botanicorum Poloniae».

Уже после смерти ученого в 1951 г. в Польше были изданы «Dziela wybrane» Пачоского, куда вошли «Szkice fitosocjologiczne», «Pocstawowe zagadnienia geografii roślin» и введение из книги «Łasy Białowieży».

К 100-летию со дня рождения ученого Познаньский университет им. Адама Мицкевича выпустил сборник «Józef Paczowski, w setną rocznicę urodzin» (1967).

В Познанском университете имеется специальный архив И. К. Пачоского, где хранятся его труды, рукописи и фотографии. В ботаническом саду Познаньского университета и в Беловежской Пуще установлены специальные знаки.

В краеведческом музее в г. Херсоне открыта мемориальная комната И. К. Пачоского. По инициативе Херсонского краеведческого музея и Херсонского отделения Украинского ботанического общества в Херсоне, начиная с 1989 г., проводятся научные чтения, посвященные памяти И. К. Пачоского.

СПИСОК РАБОТ О ЖИЗНИ И НАУЧНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ И. К. ПАЧОСКОГО

Бойко М. Ф. Другі наукові читання пам'яті Й. К. Пачоського // Укр. бот. журн. 1995. Т. 52. № 5. С. 748—751.

Бойко М. Ф., Горлова Н. И. Гербарий И. К. Пачоского в Херсонском краеведческом музее // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 1. С. 85—86.

Борейко В. Йосип Конрадович Пачоський // Рідна природа. 1986. № 4. С. 61—62.

Борейко В. Е. Словарь деятелей охраны природы. 2-е изд. Киев, 2001. 524 с.

Вайнер (Уинер) Д. Экология в Советской России. Архипелаг Свободы: Заповедники и охрана природы. М., 1991. 397 с.

Доброчаева Д. М. Йосип Конрадович Пачоський (До 120-річчя з дня народження) // Укр. бот. журн. 1985. Т. 42. № 1. С. 95—97.

Дрогобич Н. Ю. Пачоський Йосип Конрадович. Асканія-Нова, 1998. 6 с.

Мельник В. И. И. К. Пачоский как ботаник и лесовед // Леса Евразии в XXI в.: восток-запад. Матер. II Междунар. конф. молодых ученых, посвящ. проф. И. К. Пачоскому. М., 2002. С. 8—9.

Пузанов И. И., Гольд Т. М. Выдающийся натуралист И. К. Пачоский. М., 1965. 87 с.

Работнов Т. А. История фитоценологии. М., 1995. 158 с.

Трасс Х. Х. Геоботаника. История и современные тенденции развития. Л., 1976. 252 с.

Bukowiecki H., Felisiak S. Paczowski Józef // Słownik biologów polskich. Warszawa, 1987. S. 407—409.

Curriculum vitae и списки работ почетных членов Общества сельского хозяйства Южной России А. Браунера, Г. Высоцкого и И. Пачоского // Зап. Общ-ва сельск. хоз. Южной России. 1917. Кн. 2. С. 84—93.

Dziechowski S. Paczowski Józef // Polski słownik Biograficzny. 1979. T. 24. S. 786—789.

Hryniewiecki B. Josef Paczowski. Wspomnienie // Las Polski. 1946. T. 6. S. 9—10.

Józef Paczowski. W setą rocznicę urodzin Redaktor Z. Czubinski. Poznań, 1967. 108 S. (Unwersytet im Adama Mickiewicza w Poznaniu. Prace wydziału biologii I nauk o ziemi. Seria biologia. N 31).

Szafer W. Dr. Józef Paczowski // Chrońmy Przyrody ojczysta. 1945. N 1. S. 38.

Wodziezko A. Zasługi naukowe Profesora Paczowskiego // Sylwan. 1931. T. 49. N 3. S. 1—21.

Wodziezko A. Józef Paczowski. Spis ważniejszych prac naukowych prof. Paczowskiego // Acta. Soc. Bot. Pol. 1932. Vol. 19. S. 1—15.

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 (47 + 57) : 581.4

© Г. Г. Куликова, В. В. Мурашев, А. К. Тимонин

ПАМЯТИ НОННЫ РОБЕРТОВНЫ МЕЙЕР-МЕЛИКЯН
(2 VIII 1937—5 V 2003)G. G. KULIKOVA, V. V. MURASHEV, A. C. TIMONIN. IN MEMORIAM:
NONNA ROBERTOVNA MEYER-MELIKYAN (2 VIII 1937—5 V 2003)

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова

Биологический факультет, кафедра высших растений

Тел.: (095)93-94-083; (095)93-92-820

E-mail: vvmur@hotmail.ru; timonin@herba.msu.ru

Поступила 19.09.2003

Окончательный вариант получен 20.10.2003

Одна из наиболее ярких представительниц московской ботаники Нонна Робертовна Мейер-Меликян родилась в Ереване, но спустя 4 года ее семья переехала в Москву. Окончив школу, Н. Р. в 1956 г. поступила на биолого-почвенный факультет Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (МГУ) и выбрала для специализации кафедру морфологии и систематики высших растений, которой руководил авторитетнейший ученый и прекрасный педагог К. И. Мейер. В то время он уделял особое внимание организации на кафедре работ в области палинологии — активно формировавшейся ботанической дисциплины. Будучи чрезвычайно увлекающейся натурой, Н. Р. с энтузиазмом включилась в это новое для кафедры направление, выполнив под руководством И. А. Борзовой курсовую и дипломную работы «Морфологическое описание пыльцевых зерен некоторых выссокорных растений Карпат» и «Основные результаты изучения спорово-пыльцевого комплекса древнеозерных отложений по р. Щеберихе (к северо-западу от оз. Селигер)».

Поступив в 1961 г. в аспирантуру биолого-почвенного факультета МГУ, Н. Р. продолжила палинологические изыскания под руководством В. П. Гричука. Работа быстро продвигалась, но не приносила взаимного удовлетворения. Поэтому на втором году аспирантуры, по совету опытного палинолога Л. А. Козяр, Н. Р. резко сменила направление работы, обратившись к изучению оболочки пыльцевых зерен методами электронной микроскопии на базе только что организованной усилиями Г. Н. Давидовича и Г. П. Гапочки межкафедральной Лаборатории электронной микроскопии. В Западной Европе, Америке и Японии электронная микроскопия уже стала широко входить в практику биологических исследований, но в Советском Союзе она была еще экзотикой, знакомой только понаслышке. Н. Р. пришлось осваивать все премудрости этой методики самостоятельно путем проб и ошибок, подчас придумывая модификации апробированных за рубежом приемов исследования, позволявшие применить их в наших условиях. Несмотря на столь неблагоприятное стечение обстоятельств, Н. Р. сумела под руководством Л. В. Кудряшова в срок завершить кандидатскую диссертацию на тему «Палинологические исследо-



вания группы порядков водолубов из семейства нимфейных в целях систематики и палеогеографии», которую успешно защитила в 1965 г. Эта диссертация стала первой в Советском Союзе масштабной работой, соответствовавшей современному мировому уровню палинологических исследований.

После окончания аспирантуры Н. Р. была зачислена в штат кафедры высших растений биолого-почвенного (впоследствии биологического) факультета МГУ, на которой проработала до последнего дня своей жизни, занимая должности младшего (с 1964 г.), старшего (с 1978 г.) и ведущего (с 1993 г.) научного сотрудника.

В первые годы работы на кафедре Н. Р. сосредоточилась на сравнительном изучении тонкой структуры спородермы голосеменных и примитивных покрытосеменных растений. Благодаря своей поразительной работоспособности Н. Р. быстро получила огромный фактический материал, на основании которого сделала выводы об общих принципах организации оболочки пыльцевых зерен семенных растений, ее специфике у разных таксонов голосеменных и цветковых растений, основных направлениях эволюции спородермы и филогенетических взаимоотношениях разных таксонов голосеменных и покрытосеменных. Результаты этих исследований она обобщила в защищенной в 1977 г. докторской диссертации «Сравнительно-морфологические исследования развития и ультраструктуры спородермы голосеменных и примитивных покрытосеменных».

В 1970-е годы стремительно рос авторитет Н. Р. как ученого, и к середине 1980-х годов она стала общепризнанным лидером советской палинологии. Высокий статус Н. Р. был столь очевиден, что ей в виде исключения были разрешены 2 зарубежные стажировки: на кафедре ботаники Университета Будапешта и в тогдашнем центре мировой палинологии Палинологической лаборатории шведского Музея естественной истории, — привилегия, практически немыслимая в те годы для беспартийных советских ученых.

Интерес Н. Р. к эволюции структуры спородермы как отражению филогении высших растений закономерно привел ее к изучению ископаемой пыльцы и спор. Здесь ей пришлось столкнуться не только с методическими трудностями обработки фоссилизованного материала, но и с крайней ограниченностью доступного мате-

риала. Н. Р. не пала духом и овладела виртуозной техникой манипуляций с отдельными спорами и пыльцевыми зернами, что позволило изучать одно и то же зерно под световым, сканирующим и трансмиссионным электронными микроскопами. последовательно подвергая его разнообразным обработкам. Эти исследования, по-видимому, до сих пор не имеют аналогов. Следует заметить, что все необходимые манипуляции Н. Р. проводила на самом обычном лабораторном оборудовании отечественного производства, на котором иным исследователям не удавались даже хорошо отработанные элементарные процедуры. Палеопалинологические изыскания Н. Р. пролили свет на ряд проблем становления и диверсификации семенных растений, их родственных отношений, взаимосвязей между предпыльцой и пыльцой. Н. Р. высказала интересные суждения о закономерностях становления основных типов структурной организации оболочки предпыльцевых и пыльцевых зерен и описала эволюционные уровни структуры спородермы.

Откликаясь на острую потребность исследования урбанизированных территорий, разработку методов быстрого определения степени загрязнения окружающей среды, Н. Р. выявила изменение морфологии оболочки и фертильности пыльцевых зерен в ответ на антропогенные воздействия, что стало основой одного из приемов экспресс-анализа состояния окружающей среды.

Н. Р. проявляла стойкий интерес к медицинским аспектам палинологии, в разработке которых активно сотрудничала с коллективами разных медицинских учреждений Советского Союза и, позднее, России. При этом она отдавала предпочтение исследованию связи между структурой оболочки пыльцевых зерен и способностью их адсорбировать на поверхности и накапливать в толще спородермы аллергены. Н. Р. хорошо понимала важность палинологического мониторинга атмосферы для профилактики аллергических заболеваний у населения России. Хотя сама она не проводила соответствующих наблюдений, но активно способствовала отработке методики аэропалинологического мониторинга воздушного пространства Москвы, осуществляемого с 1992 г. на кафедре высших растений МГУ.

Большое значение для развития отечественной палинологии имели не только научные и методические изыскания Н. Р., но и ее многолетняя неустанная организаторская деятельность. Она входила в организационные комитеты многих международных, всесоюзных, всероссийских и республиканских конференций и совещаний по палинологии и связанным с ней вопросам, долгое время работала в бюро Палинологической комиссии координационного совета АН СССР и РАН.

Помимо обширной научной работы Н. Р. много и плодотворно занималась преподавательской деятельностью как на биологическом факультете МГУ, так и в других университетах и институтах Советского Союза. Особо следует отметить ее оригинальные курсы «Электронная микроскопия в ботанических исследованиях», «Ультраструктура спородермы высших растений» и «Развитие оболочки пыльцевых зерен и спор», которые она в разные годы читала в Московском педагогическом институте, Латвийском и Дальневосточном университетах. В последние годы Н. Р. читала ряд концептуальных разделов спецкурса «Морфология пыльцы и спор и спорово-пыльцевой анализ» на кафедре высших растений МГУ. В конце 2002 г. она приступила к подготовке учебника по общей палинологии.

Н. Р. всегда щедро делилась знаниями и идеями с коллегами, аспирантами и студентами МГУ и других учебных и научных учреждений нашей страны. Под ее руководством были выполнены многочисленные курсовые и дипломные работы, а также кандидатские диссертации. Многие активно работающие палинологи нашли свое призвание, попав под обаяние Н. Р. К середине 1990-х годов вокруг нее начала

формироваться оригинальная школа палинологов. В 1998 г. Н. Р. было присвоено ученое звание профессора.

Нонна Робертовна не останавливалась на достигнутом, не уставая находить в любимой ею палинологии все новые сферы приложения своей неугасимой энергии и исследовательского таланта. Скоропостижная смерть застала ее на пути в С.-Петербург, в командировку, из которой Н. Р. планировала привезти материалы для задуманного ею капитального исследования однодольных, в палинологии которых ранее она обнаружила обширные изъязы.

Российская ботаника потеряла крупного ученого, многие годы создававшего и определявшего «лицо» отечественной палинологии. Сотрудники кафедры высших растений МГУ и все, знавшие Н. Р., лишились общения с яркой, жизнерадостной, исключительно доброжелательной и отзывчивой Личностью, чья кипучая энергия и неиссякаемый оптимизм так часто помогали справляться с заботами и проблемами окружавших ее людей.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ Н. Р. МЕЙЕР-МЕЛИКЯН¹

1961. О значении метода спорово-пыльцевого анализа при геологических исследованиях на примере анализа озерно-болотных отложений в четвертичной толще // Тез. Третьей Всесоюз. конф. молодых ученых-биологов. М.: Изд-во Моск. ун-та. С. 17.

1964. Палинологические исследования семейства нимфейных // Бот. журн. Т. 49. № 10. С. 1421—1429.

Палинологический обзор семейства нимфейных // Тез. Первой науч. конф. МГУ. М.: Изд-во Моск. ун-та. С. 23.

1965. Всесоюзная межвузовская конференция по морфологии растений // Вестн. Моск. ун-та. № 1. С. 120—121. (Совместно с И. Н. Львовой).

О верхнеплейстоценовых флорах Валдайской возвышенности // Вестн. Моск. ун-та. Сер. биол., почв. № 2. С. 10—14.

Палинологические исследования группы порядков водолубов и семейства нимфейных в целях систематики и палеографии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 25 с.

1966. Изучение морфологии пыльцы представителей нимфейных и группы водолубов для систематики и филогении // Значение палинологического анализа для стратиграфии и палеофлористики. М.: Наука. С. 30—36.

К вопросу о развитии пыльцевых зерен водолубов и их связи с нимфейными // Бот. журн. Т. 51. № 2. С. 1736—1740.

1967. К палинологии водолубов (*Helobiae*) // Морфология растений. М.: Наука. С. 119—132.

1970. О развитии оболочек пыльцевых зерен *Pinus sylvestris* L. // Вестн. Моск. ун-та. Сер. биол., почв. № 5. С. 49—54. (Совместно с В. В. Бернадом).

1971. О развитии оболочек пыльцевых зерен покрытосеменных // Морфология цветковых растений. М.: Наука. С. 85—94.

О развитии оболочек пыльцевых зерен *Zygadenus sibiricus* A. Gray // Вестн. Моск. ун-та. Сер. биол., почв. № 6. С. 52—55. (Совместно с А. С. Ярошевской).

Применение электронномикроскопических исследований в палинологии // Всесоюз. конф. по электронной микроскопии. М. (Совместно с В. В. Бернадом и А. С. Ярошевской).

¹ С 1984 года Н. Р. Мейер стала подписываться Мейер-Меликян.

Развитие оболочек пыльцевых зерен сосны // Морфология пыльцы и спор современных растений. М. (Совместно с В. В. Бернардом).

Электронномикроскопические исследования развития оболочек зерен покрытосеменных растений // Методические вопросы палинологии. Новосибирск. (Совместно с А. С. Ярошевской).

1972. Пыльца *Ephedra*, *Welwitschia*, *Gnetum* // Вестн. Моск. ун-та. Сер. биол., почв. № 6. С. 86—88. (Совместно с В. В. Бернардом).

Строение спородермы яблони и груши // Вестн. Моск. ун-та. Сер. биол., почв. № 3. (Совместно с Н. А. Гревцовой).

1973. Развитие и ультраструктура оболочек пыльцевых зерен представителей семейства сосновых // Половая репродукция хвойных. Новосибирск. С. 65—68. (Совместно с В. В. Бернардом).

Развитие оболочек пыльцевых зерен *Juncus bufonius* // Вестн. Моск. ун-та. Сер. биол., почв. № 6. С. 40—42. (Совместно с А. С. Ярошевской).

Развитие спородермы сфагновых мхов // Там же. С. 152—153. (Совместно с Э. Хантимер).

Результаты электронномикроскопических исследований развития оболочек пыльцевых зерен покрытосеменных растений // Методические вопросы палинологии. М.: Наука. С. 67—70. (Совместно с А. С. Ярошевской).

Электронномикроскопические исследования развития оболочек пыльцевых зерен некоторых голосеменных растений // Половой процесс и эмбриогенез растений. М.: Наука. С. 20—21. (Совместно с В. В. Бернардом).

Электронномикроскопические исследования развития оболочек пыльцевых зерен семейств *Liliaceae*, *Juncaceae*, *Cyperaceae* // Половой процесс и эмбриогенез растений. М.: Наука. С. 53—54. (Совместно с А. С. Ярошевской).

Электронномикроскопические исследования формирования пыльцевых зерен *Pinus silvestris* L., *Juniperus communis* L., *Larix sibirica* Ledeb. // Морфология пыльцы и спор современных растений. Л.: Наука. С. 21—24. (Совместно с В. В. Бернардом).

1975. Архитектоника пыльцы растений // Природа. № 6.

Ультраструктура спородермы // XII Междунар. бот. конгр. Л.: Наука. Т. 1. С. 157.

1976. Некоторые дополнительные данные о морфологии пыльцы *Degeneria vitiensis* // Бот. журн. Т. 61. № 11. С. 1531—1535. (Совместно с А. Л. Тахтаджяном).

Основные направления эволюции пыльцевых зерен голосеменных // Матер. V Моск. совещ. по филогении растений. М.: Наука. С. 117—119.

Электронномикроскопические исследования в палинологии и морфогенезе растений // X Всесоюз. конф. по электронной микроскопии: Тез. докл. М.: Наука. Т. 2. С. 387—389. (Совместно с Г. П. Гапочкой, Н. И. Филиной, Л. П. Чамарой, А. С. Ярошевской).

1977. Сравнительно-морфологические исследования развития и ультраструктуры спородермы голосеменных и примитивных покрытосеменных: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М. 50 с.

1978. Новое направление в изучении ультраструктуры оболочек пыльцевых зерен семенных растений // Тез. докл. VI делегат. съезда ВБО. Л.: Наука. С. 144.

О сравнении спородермы *Psoralea drupacea* Bunge (*Leguminosae*, *Fabaceae*) // Биол. науки. № 2. С. 90—94. (Совместно с Л. П. Чамарой).

Спородерма // Жизнь растений. М.: Просвещение. Т. 4. С. 29—32.

Спородерма, раздел хвойные // Там же. С. 327—328. (Совместно с А. Л. Тахтаджяном).

Ультраструктура оболочек пыльцевых зерен семенных растений // Электронная микроскопия в ботанических исследованиях: Тез. докл. М.: Наука. (Совместно с Н. И. Филиной).

Электронномикроскопические исследования спородермы некоторых видов рода *Pseudotsuga* // Тез. докл. VI Делегат. съезда ВБО. Л.: Наука. (Совместно с Л. В. Кравченко).

1979. К морфологии пыльцевых зерен семейства *Hydnoraceae* в связи с его систематическим положением // Бот. журн. Т. 64. № 2. С. 1774—1777. (Совместно с А. Л. Тахтаджяном).

Развитие спородермы покрытосеменных // Селекция и эмбриология растений. Л.: Наука. (Совместно с Н. И. Филиной).

Сканирующая электронная микроскопия и вопросы дифференциации генеративных органов кукурузы // Адаптация и рекомбинация у культурных растений. Кишинев: Штиинца. (Совместно с Т. Ф. Азема и А. А. Чеботарь).

Электронная микроскопия в изучении апертур пыльцевых зерен // XI Всесоюз. конф. по электронной микроскопии. М.: Наука. Т. 2. Биология. С. 134. (Совместно с Г. П. Гапчой, Н. И. Филиной, Л. П. Чамарой).

1980. Вероятные направления спородермы голосеменных и примитивных покрытосеменных // Систематика и эволюция высш. раст. Л.: Наука. С. 118—123.

Основные направления эволюции спородермы семенных растений // Палинология в СССР. М.: Наука. С. 38—40.

Problems of evolution in sporoderm structure // 5th Internat. Palynol. Conference. Cambridge. P. 259.

The phylogenetic significance of the development of pollen grains walls in *Liliaceae*, *Juncaceae* and *Cyperaceae* // The evolutionary significance of the exine. London. P. 91—100. (Совместно с А. S. Yaroshevskaya).

1981. Библиографический указатель литературы по палинологии (1976—1980) / Т. В. Бышева, В. П. Гричук, Е. Д. Заклинская, Э. М. Зеликсон, Е. В. Коренева, А. М. Медведева, Н. Р. Мейер и др. // М. 180 с.

К вопросу о разрушении оболочек пыльцевых зерен и спор в процессе фоссилизации // Вест. Моск. ун-та. № 1. С. 14—20. (Совместно с Г. В. Мусиной).

Некоторые проблемы современной палиноморфологии // Проблемы эволюционной морфологии и биохимии в систематике и филогении растений. Киев: Наукова Думка. С. 45—50.

Ультраструктура оболочки пыльцы и некоторые аспекты палинологического прогнозирования // Электронная микроскопия и вопросы прогнозирования. Кишинев, 1981. (Совместно с Л. П. Чамарой).

1983. Значение электронномикроскопических исследований в спорово-пыльцевом анализе // Палинология и палеогеография. М.: Наука. С. 144—147.

Особенности строения оболочек пыльцевых зерен и связь их с типами перекрестного опыления // Опыление и оплодотворение растений. Л.: Наука. С. 65—66.

Строение оболочки пыльцевого зерна // Развитие мужской генеративной сферы растений. Симферополь. С. 47—48.

1984. Строение экзины *Archaeoperisaccus* Naumova (Результаты электронномикроскопического изучения срезов спородермы) // Проблемы современной палинологии. Новосибирск: Наука. Сиб. отд. С. 91—95. (Совместно с Л. Г. Раскатовой).

Ультраструктура спородермы некоторых видов семейства *Berberidaceae* // Бот. журн. Т. 69. № 7. С. 936—940. (Совместно с В. Н. Косенко).

The ultrastructure of sporoderm of angiosperm pollen grains // VI Internat. Palynol. Congr. Calgary. P. 174.

1985. Морфология пыльцы аллергенных растений // Палинологические таксоны в биостратиграфии. М.: ГИН АН СССР, 1985. С. 1—2. (Совместно с А. Д. Адо и С. Г. Губанковой).

Морфология пыльцы и классификация семейства *Rafflesiaceae* // Бот. журн. Т. 70. № 2. С. 153—162. (Совместно с А. Л. Тахтаджяном и В. Н. Косенко).

Структура и функции оболочек спор и пыльцевых зерен, некоторые закономерности их формирования // Палинологические таксоны в биостратиграфии. М.: ГИН АН СССР. С. 136—137.

1986. Некоторые особенности строения пыльников, способствующие перекрестному опылению цветковых растений // Источники информации в филогенетической систематике растений. М.: Наука. С. 53—56. (Совместно с В. Н. Барминой).

Особенности строения пыльцевых зерен гибридов // Современные проблемы эмбриологии растений. Кишинев: Штиинца. С. 54—56. (Совместно с И. Руденко).

Палиноморфологические данные к систематике семейства маковых // Вест. Моск. ун-та. Сер. биол. № 1. С. 16—21. (Совместно с Г. М. Ильиной).

Структура оболочек пыльцевых зерен фитолаковых // Источники информации в филогенетической систематике растений. М.: Наука. С. 52—53.

Тапетум, поллиний, поллиний, пыльцевое зерно, пыльцевая трубка, спородерма, пыльца // Энциклопедический словарь «Биология». М.: Сов. энциклопедия.

Характеристика пыльцы аллергенных растений // Актуальные вопросы клинической и экспериментальной аллергологии и иммунологии: Тез. докл. VI Респуб. науч.-практ. конф. Каунас. С. 189—190. (Совместно с А. Д. Адо и С. Т. Губанковой).

1987. Методические основы палинологии. М.: Недра. 223 с. (Совместно с Е. Д. Заклинской и др.).

Современные методы систематики высших растений. Признаки пыльцы и спор в систематике // Итоги науки и техники. Ботаника. Т. 6. Вып. 1. С. 138—172. (Совместно с Н. И. Филиной).

1988. Влияние фоссилизации на ультраструктуру спородермы в морских условиях // Проблемы голоцена. Тбилиси. С. 76—77. (Совместно с Г. В. Мусиной).

К методике изучения ультраструктуры ископаемых спор и пыльцевых зерен // Проблемы голоцена. Тбилиси. С. 73—74. (Совместно с Г. В. Мусиной).

Ультраструктура спородермы девонских прогимноспермовых // Ультраструктура растений. Киев. С. 129. (Совместно с О. П. Тельновой).

Электронномикроскопические исследования спородермы палеозойских палиноморф // Современные проблемы микропалеонтологии. Баку-Элм. С. 43—44. (Совместно с О. П. Тельновой).

Ultrastructure of sporoderm of *Archaeoperisaccus* Naumova // 7th Intern. Palynol. Congr. Brisbane. P. 78. (Совместно с О. П. Тельновой).

1989. Спородерма франских и фаменских *Archaeoperisaccus* Naumova (результаты световой и электронной микроскопии) // Палеонтол. журн. № 1. С. 88—94. (Совместно с О. П. Тельновой).

Споры археоптерисовых (результаты световой и электронной микроскопии) // Палинология и полезные ископаемые. Минск. С. 196. (Совместно с О. П. Тельновой).

Электронномикроскопические исследования в ауто- и палеопалинологии // Там же. (Совместно с О. П. Тельновой).

1990. Влияние метеофакторов и загрязнений на содержание пыльцы в воздухе // Иммунология. 1990. С. 44—46. (Совместно с В. Н. Кобзарь и Э. П. Харитоновой).

Методика электронномикроскопических исследований ископаемых пыльцевых зерен и спор // Новые науч. методики. Сыктывкар. Вып. 36. С. 24. (Совместно с О. П. Тельновой).

Определение растительных остатков из тоголок 21 // Древности страны Маргуш / Под ред. В. И. Сарианиди. Ашхабад. С. 203—205, 310—313.

Опыт изучения ультратонкого строения спородермы как возможность детального биостратиграфического расчленения и корреляции // Пределы точности биостратиграфической корреляции. Сыктывкар. С. 46—47. (Совместно с О. П. Тельновой).

Палиноморфология семейства *Phytolaccaceae* R. Br. // Морфология центросеменных как источник эволюционной информации. М.: Наука. С. 104—151.

Пыльца покрытосеменных из барремских и аптских отложений Днепровско-Донецкой впадины // Бот. журн. Т. 75. № 7. С. 950—955. (Совместно с Н. Н. Вороновой).

Электронномикроскопическое исследование пыльцы древнейших покрытосеменных из Днепровско-Донецкой впадины // Тр. 34-й сессии ВПО. Л. С. 168—174. (Совместно с Н. Н. Вороновой).

1991. Возможные родственные связи гнетовых (по результатам палиноморфологических исследований) // Общебиологические аспекты филогении растений. М. С. 81—82.

К методике изучения ископаемых спор и пыльцы в световом, электронном сканирующем и трансмиссионном микроскопах // Палинологические таксоны в биостратиграфии. М.: Наука. С. 8—9. (Совместно с О. П. Тельновой).

Споры *Archaeopteris fimbriata* Nath. // Там же. С. 35—38, 70—72. (Совместно с О. П. Тельновой).

1992. Ультратонкое строение спор зонального вида *Tumulispora malevkenensis* (Kedo) Turnau // Палеонтологич. журн. № 3. (Совместно с О. П. Тельновой).

Sporoderm evolution and phytostратigraphic borders of the Paleozoic era // 29th IGC. Vol. 2. Kyoto. P. 362. (Совместно с О. Telnova).

The relevance of palynomorphological studies for ecology and allergy // 8th Intern. palynolog. Congr.: Abstracts. (Совместно с V. N. Kobzar).

1993. Дистально-бороздные пыльцевые зерна из нижнеюрских отложений Западной Сибири // Палинология и проблемы детальной стратиграфии. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та. (Совместно с Л. В. Ровниной и Н. Е. Завьяловой).

Споры пограничных отложений девона и карбона Тимано-Печорской провинции. СПб.: Наука. 122 с. (Совместно с О. П. Тельновой).

Структура оболочки зерен *Dactylis glomerata* L. — надежный объект мониторинга на степень загрязнения окружающей среды // Там же. (Совместно с Т. А. Кифишиной).

Теоретические и прикладные аспекты современной палинологии // Палинология и проблемы детальной стратиграфии. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та.

Ультратонкое строение спородермы позднедевонских археоптерисовых Тимано-Печорской провинции // Бот. журн. Т. 78. № 9. С. 1—5. (Совместно с О. П. Тельновой).

1994. Пыльца гнетовых // Палинология в стратиграфии. М.: Наука. С. 30—33.

Споры *Pteris* (*Pteridaceae*) в неогеновых отложениях Западной Грузии // Бот. журн. Т. 79. № 4. С. 34—38. (Совместно с И. И. Шатиловой и Н. Ш. Мchedlishvili).

Структурная изменчивость пыльцы под действием антропогенных загрязнителей // Атмосферные аэрозоли. Т. 2. (Совместно с В. Н. Кобзарь и Э. П. Харитоновой).

Типы повреждения спородермы *Dactylis glomerata* L., выросшей в неблагоприятных условиях г. Москвы // Атмосферные аэрозоли. Т. 2. С. 44—55. (Совместно с Т. А. Кифишиной).

1995. Результаты электронномикроскопических исследований *Retinospora lepidophyta* // Тр. ВБО. Л. (Совместно с О. П. Тельновой).

Результаты электронномикроскопических исследований *Retispora lepidophyta* (Kedo) Playford и *R. macroreticulata* (Kedo) Byvsheva // Пределы точности биостратиграфической корреляции: Тр. 36-й сессии ВПО. СПб.: Наука. С. 153—159. (Совместно с О. П. Тельновой).

Основные закономерности структуры спородермы в связи с различными способами опыления // Факторы таксономического и биохорологического разнообразия: Тез. докл. СПб. С. 51. (Совместно с Е. Э. Северовой).

1996. Важнейшие направления современных палинологических исследований // Палинология в биостратиграфии, палеоэкологии и палеогеографии. М.

Дисперсные дистально-бороздчатые пыльцевые зерна из нижнеюрских отложений Западной Сибири // Бот. журн. Т. 81. № 6. С. 10—22. (Совместно с Н. Е. Завьяловой).

Использование морфологических признаков пыльцевых зерен и спор в аэропалинологии // Аэрозоли. № 10. С. 6—7.

Морфология пыльцы рода *Acer* L. (*Aceraceae*) // Там же. С. 140. (Совместно с П. И. Токаревым).

Ультраструктура пыльцевых зерен представителей порядка *Nymphaeales* // Бот. журн. Т. 81. № 7. С. 1—9. (Совместно с Н. Дьямандополу).

Эволюционное значение признаков строения оболочек пыльцевых зерен // Матер. IX Моск. совещ. по филогении раст. М. С. 83—85.

Palynological news from Russia // Palynos. 1996. Vol. 19. N 1. (Совместно с L. B. Rovnina).

Pollen grains as a cause of pollinosis // J. Aerosol Sci. Vol. 27. Suppl. 1. P. 251—252. (Совместно с Е. Severova и S. Polevova).

Principal types of sporoderm ultrastructure of fossil and modern seed plants // Proc. IX Int. Palynol. Congr. Houston Texas. P. 105. (Совместно с N. E. Zavialova и E. E. Severova).

Preliminary pollen calendar for Moscow (Russia), 1993—1995 // Ibidem. P. 146. (Совместно с E. E. Severova и S. V. Polevova).

Ultrastructure of some permian pollen grains from the Russian platform // Ibidem. P. 99—114. (Совместно с N. E. Zavialova и A. V. Gomankov).

1997. Аэропалинологические исследования в г. Москве (1992—1996) // Аэрозоли. Т. 5а. № 3. (Совместно с Е. Э. Северовой и С. В. Полевой).

1998. Методы палинологических исследований // Аэрозоли. Т. 3. (Совместно с Е. Э. Северовой и С. В. Полевой).

Структура спородермы как важнейший показатель развития семенных растений // Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI веков: Тез. докл. Т. 2. С. 53—54.

Суточная динамика пыления полыни // Там же. С. 6—9. (Совместно с Е. Э. Северовой, С. В. Полевой, В. Мироновым).

Ультраструктура пыльцевых зерен некоторых хвойных из пермских отложений русской платформы // Бот. журн. Т. 83. № 3. С. 1—8. (Совместно с С. А. Афониним и А. В. Гоманьковым).

Ультраструктура спородермы из верхнепермских отложений р. Вятка // Там же. Т. 1. С. 34—35. (Совместно с Н. Е. Завьяловой).

Электронномикроскопические исследования ископаемых пыльцевых зерен хвойных // Там же. С. 173—175. (Совместно с С. А. Афониним и А. В. Гоманьковым).

The basic trends of evolution and transformation of pollen grains of seed plants // Pollen and spors. Morphology and Biology. London. P. 173—174.

1999. Атлас пыльцевых зерен травянистых растений России: результаты световой и электронной микроскопии. М. 500 с. (Совместно с Е. Э. Северовой, С. В. Полевой, И. Ю. Бовиной, Г. П. Гапочкой).

Аэропалинологический мониторинг в г. Москве и использование его результатов в медицинских и экологических исследованиях // Потенциал ВУЗов Москвы и его использование в интересах города. Медицинские технологии XXI в. М.: Изд-во МГТУ. С. 54—55. (Совместно с Г. П. Гапочкой, Е. Э. Северовой, С. В. Полевой).

История развития палинологии на кафедре высших растений МГУ им. М. В. Ломоносова // Палинологи России (справочник). М.: ИГ и РГИ РАН. С. 116.

Морфология пыльцевых зерен и спор (терминология и концепция) // Там же. С. 251—263. (Совместно с П. И. Токаревым).

Морфология пыльцы травянистых растений европейской части России // Там же. С. 190—191. (Совместно с П. И. Токаревым).

Основные пути морфологической эволюции пыльцевых зерен // Матер. X Московск. совещ. по филогении раст. М. С. 116—118.

Особенности переноса пыльцы некоторыми перепончатокрылыми насекомыми (*Hymenoptera, Apoidea*) // Там же. С. 143—145. (Совместно с Е. О. Корневой).

Принципы и методы аэропалинологических исследований. М. 48 с. (Совместно с Е. Э. Северовой, Г. П. Гапочкой, С. В. Полевой, П. И. Токаревым, И. Ю. Бовиной).

Ультраструктура спородермы представителей трибы *Coriopsidae* (*Compositae*) // Там же. С. 234—235. (Совместно с С. В. Полевой, И. Ю. Бовиной, Е. Э. Северовой).

Эволюция пыльцевых зерен семенных растений // Актуальные проблемы палинологии на рубеже третьего тысячелетия: Тез. докл. IX Всерос. палинол. конф. М.: ИГ и РГИ.

Analysis of floral remains from Togolok 21 // *Margiana and Protozoroastrism*. Athens. P. 178—179.

Analysis of floral remains in the ceramis vessel from the genus *Temenos* // *Ibidem*. P. 176—177. (Совместно с N. A. Avetov).

The main motive factors in seed plants sporoderma evolution // XVI Int. Bot. Congress: Abstracts. St. Luis. P. 709.

2000. Происхождение и вероятные пути эволюции пыльцевого зерна // Бот. журн. Т. 85. № 7. С. 69—75.

Пыльцевая бронхиальная астма у детей // Аллергические болезни у детей: Тез. докл. 2-й Междунар. конф. Алма-Ата. 10 с. (Совместно с И. И. Балаболкиным, Л. Д. Ксензовой, Н. В. Юхтиной, Е. Д. Кувшиновой, Е. Э. Северовой, С. В. Полевой).

Таксономический состав аэропалинологического спектра г. Москвы // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 105. Вып. 1. С. 44—49. (Совместно с Е. Э. Северовой, С. В. Полевой, И. Ю. Бовиной).

Archaic and evolutionary advanced characters of sporoderm structure in seed plants // 10th Int. Palynological Congr. Naging. P. 115.

Exine ultrastructure of representatives of the tribe *Cardueae* (*Compositae*) // Paleontol. J. Vol. 34. Suppl. 1. P. 520—525. (Совместно с I. Yu. Bovina, S. V. Polevova, E. E. Severova).

2001. Закономерности развития оболочки спородермы представителей семейства сложноцветных (*Asteraceae*) // Фитофизиология: Перспективные исследования, связь с другими науками. Тамбов. С. 108—112. (Совместно с С. В. Полевой, М. В. Теклевой, Я. В. Косенко).

Развитие спородермы в норме и в неблагоприятных условиях (на примере пыльцевых зерен *Cichorium intybus* L. и *Tanacetum vulgare* L.) // Пыльца как индикатор состояния окружающей среды и палеоэкологические реконструкции: Матер. I Междунар. семинара. СПб. С. 125—128. (Совместно с С. В. Полевой, Е. Э. Северовой, М. В. Теклевой).

Эволюционные аспекты стратификации спородермы семенных растений // Матер. симп., посвящ. памяти С. В. Мейена (1935—1987). М.: ГЕОС. С. 143—146. (Совместно с С. В. Полевой).

Sporoderm development of *Cichorium intybus* L. (*Asteraceae*) // 15. Int. Symp. Biodiversität und Evolutionsbiologie. Bochum. S. 132. (Совместно с М. Теклева, S. Polevova, E. Severova).

2002. Атлас пыльцевых зерен травянистых растений Средней Азии. М. 500 с. (Совместно с С. В. Полевой, Е. Э. Северовой, И. Ю. Бовиной).

Морфология и скульптура пыльцевых зерен // Там же. С. 254—256. (Совместно с П. И. Токаревым).

Морфология и ультраструктура спор из спорангиев нового позднедевонского растения *Ludovatia* неясного систематического положения // Там же. С. 296—297. (Совместно с А. Л. Юриной, Н. С. Снигиревской, С. М. Снигиревским).

Ультраструктура спор среднеживетских *Cystites* (Россия, европейская часть) // Там же. С. 147—148. (Совместно с А. Д. Архангельской).

Споры в репродуктивных органах девонских растений. СПб.: Наука. 78 с. (Совместно с О. П. Тельновой).

Ультраструктура спородермы пыльцевых зерен *Loricanthus resinifer*, *Baisyanthus ramosus*, *Presflosella nathania* // Методические аспекты палинологии. М.: ИГ и РГИ. С. 146—147. (Совместно с М. В. Теклевой).

Ультраструктура спородермы *Eucommidites* // Сб. Памяти В. А. Вахромеева. М.: ГЕОС. С. 185. (Совместно с В. А. Красиловым и М. В. Теклевой).

2003. Пыльцевые зерна представителей семейства *Asteraceae*. М.: Изд-во КМК. 150 с. (Совместно с С. В. Полевой, П. И. Токаревым, И. Ю. Бовиной, М. В. Теклевой, Я. В. Косенко).

Развитие оболочек пыльцевых зерен и накопление спорополленина // Физиология раст. № 3. С. 373—381. (Совместно с Н. И. Габараевой, С. В. Полевой, В. В. Григорьевой, Я. В. Косенко, М. В. Теклевой).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01.58

© В. Б. Голуб, Г. С. Розенберг, С. В. Саксонов

**Н. Б. ЕРМАКОВ. РАЗНООБРАЗИЕ БОРЕАЛЬНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ
СЕВЕРНОЙ АЗИИ. ГЕМИБОРЕАЛЬНЫЕ ЛЕСА.****КЛАССИФИКАЦИЯ И ОРДИНАЦИЯ. —
НОВОСИБИРСК: Изд-во СО РАН, 2003. 232 с.**

V. B. GOLUB, G. S. ROZENBERG, S. V. SAKSONOV.
N. B. ERMAKOV. DIVERSITY OF BOREAL VEGETATION OF THE NORTH ASIA.
HEMIBOREAL FORESTS. CLASSIFICATION AND ORDINATION. 2003

Институт экологии Волжского бассейна РАН
445003 Самарская обл., Тольятти, ул. Комзина, 10
E-mail: ecolog@attack.ru
Поступила 23.09.2003

Появление сводок, в которых рассматриваются экосистемы «биомного масштаба», проводится инвентаризация растительности и исследуется влияние макроэкологических факторов на характер ее распределения, является крайне важным.

1-я глава — «Гемибореальные леса как особый подзональный тип растительности» является своего рода расширенным толкованием самого понятия «гемибореальные леса», которое в год выхода монографии «отмечало» свое 40-летие. Н. Б. Ермаков под «гемибореальными лесами» понимает «особую географическую эколого-фитоценотическую категорию, характеризующую лесные сообщества южной части циркумбореальной зоны лесов, которые повсеместно находятся на стыке с растительностью широколиственно-лесной или лесостепной зон». Фактически можно говорить о «бореальных экотонных лесах» (Коломыц, 1987) в ландшафтно-географическом понимании. Пожалуй, наиболее интересным в этой небольшой главе представляется четкое описание 3 основных принципиальных отличий «гемибореальных лесов» от «таежных лесов» (по коренным сообществам, по доминированию в травяном ярусе вечнозеленых кустарничков и полукустарничков, по степени развития мохового и мохово-лишайникового ярусов).

Во 2-й главе — «Физико-географические условия района исследования» описываются климатические особенности и условия рельефа территорий, где проводились исследования ареалов гемибореальных лесов как на уровне областей (восточные макросклоны Южного Урала, Западная, Восточная, Южная Сибирь, Забайкалье и др.), так и на уровне фаций (разных вариантов горных территорий Северной Азии) — всего 13 объектов. Глава воспринималась бы более цельно, если бы все характеристики климата сравниваемых территорий были сведены в таблицу. Кроме того, автор упустил возможность более аргументированно обосновать объем понятия «гемибореальных лесов» через количественный показатель «экотонности» — важнейший климатический рубеж «перехода соотношения тепла и влаги через 1», что существенным образом влияет на изменение энергетического потен-

циала основных природных процессов. Это субпланетарный климатический рубеж, по меткому выражению В. О. Таргульяна (1971), разделяет «...два совершенно различных ландшафтно-геохимических мира».

Следующая, также маленькая по объему, глава — «Проблемы классификации гемибореальных лесов» состоит из 2 разделов, каждый из которых достоин отдельной монографии. В 1-м разделе, посвященном состоянию проблемы классификации растительности крупных территорий, Ермаков перечисляет более 100 публикаций (к сожалению, без их обсуждения), в той или иной степени касающихся этой чрезвычайно важной и сложной проблемы. Во 2-м — делает то же самое применительно к синтаксономической изученности (в рамках подходов Браун-Бланке) континентальных гемибореальных лесов. Особо автор обсуждает разработку и обоснование в конце 1990-х годов XX в. 3 новых высших единиц (классов) — *Brachypodio pinnati*—*Betuletea pendulae*, *Quercu mongolicae*—*Betuletea davuricae* и *Rhytidio rugosi*—*Laricetea sibiricae*, которые с широко распространенными европейско-сибирскими классами *Quercu*—*Fagetea* и *Pulsatillo*—*Pinetea* в настоящий момент и являются основой классификации гемибореальных лесов континентальной части Северной Азии.

Еще одна «обязательная» глава — «Объем материала и методы исследования». Объем использованного автором материала вдохновляет — 2760 геоботанических описаний, выполненных по стандартной методике на площадках в 100 или 200 м², причем две трети этих описаний выполнены лично автором. Особый интерес в этой главе представляет методологический подход, который реализовал автор при разработке системы высших единиц. Эколого-флористическая методология классификации имеет вполне устоявшиеся традиции и иерархию классификационных единиц. При этом «самый высший уровень» размерности единиц растительного покрова как в классификации по методу Браун-Бланке, так и различными методами доминантных классификаций (Ермаков берет «тип растительности» в понимании Б. В. Сочавы) практически совпадает и широко используется как в отечественной, так и в западноевропейской фитоценологической литературе. Тогда «класс» Браун-Бланке становится примерно равным (но не совпадающим) по объему «фратрии растительной формации» в филоценогенетическом подходе к классификации. Весь этот сравнительный анализ затеян автором для того, чтобы «увязать» многочисленные (в первую очередь в России) концепции организации растительности, имеющие место в ботанической географии, геоботаническом картографировании, флористике и др. В какой-то степени это сродни составлению хозяйственных типологий растительности (см. Миркин и др., 1977), ориентированных на тот или иной тип использования и имеющих задачей сведения разнообразия сообществ к ограниченному числу типов путем геоботанической генерализации. Можно согласиться с автором в том, что он признает «зонально-секторные географические свойства класса как высшие синтаксономические единицы», но это не добавляет процедуре классификации большей степени формализации и на первый план в определении ранга описываемых единиц опять выходят «субъективные» факторы: интуиция, опыт исследователя, ощущение им размерности объектов и масштаб исследований (с. 25). В отличие от первого два других раздела этой главы («Метод классификации» и «Метод ординации») четко описывают достаточно формализованные подходы в рамках уже традиционных для фитоценологов пакетов программ TURBOVEG и MegaTab.

Основной и самой большой в рецензируемой монографии является 5-я глава — «Классификация гемибореальных лесов». Обработка геоботанической информации в рамках флористико-социологического подхода позволила Ермакову выделить 5 классов, 9 порядков, 1 подпорядок, 18 союзов, 17 подсоюзов, 96 ассоциаций, 76 субассоциаций и 16 вариантов. Все эти единицы подробно обсуждаются в этой главе.

Следует заметить, что основное содержание 5-й главы (характеристика сообществ, синоптические таблицы, карты размещения растительных сообществ) было уже опубликовано ранее (Ermakov et al., 2000). Однако если не считать указания авторства синтаксонов в списке сообществ (с. 39—43), других упоминаний об этой важной работе, в том числе и в списке литературы, в рецензируемой книге Ермакова нет. Это очень досадное упущение, так как в ней (Ermakov et al., 2000) валидизирована большая часть синтаксонов. В этой малодоступной для российских ботаников публикации приведены геоботанические описания, (номенклатурные типы 91 ассоциации и субассоциации), необходимые тем, кто будет продолжать разрабатывать синтаксономию лесной растительности Евразии. Но разыскать их, пользуясь книгой Ермакова, будет непросто.

В 6-й главе — «Эколого-географическая ординация ценофлор» автор предпринял попытку выявления связей крупных подразделений гемибореальных лесов с макроэкологическими факторами для большой территории Северной Азии. Ординация была выполнена с помощью метода главных компонент и 85 региональных ценофлор были упорядочены вдоль 3 главных компонент. При этом оси интерпретируются автором следующим образом: 1-я — долготное географическое замещение главных типов гемибореальных лесов на субширотном пространстве юга бореальной зоны и лесостепи Северной Азии (ось показала высокую корреляцию с климатическими показателями); 2-я — экологический фактор увлажнения (выделяются мезофильные травяные леса с участием ксеро- и гигромезофитов; естественно, что явная корреляция наблюдается с количеством осадков в теплый период); 3-я ось не показала корреляции ни с одним из 11 использованных климатических и географических показателей, но на ней четко выделяется группа гемибореальных лесов наиболее низкой части Западно-Сибирской равнины и она (с некоторыми оговорками) интерпретируется как фактор засоления. Эта глава оставляет очень приятное впечатление, возможно еще и потому, что одним из авторов рецензии лет 25 тому назад рекомендовался именно такой путь координации классификационных единиц (Розенберг, 1978).

Ординация всех высших классификационных единиц гемибореальных лесов (169 ценофлор) позволила автору сформулировать вывод о принципиальных различиях в макроэкологических условиях существования амфиатлантических и амфиацифических лесов (*Brachypodio pinnati*—*Betuletea pendulae* и *Quercu mongolicae*—*Betuletea davuricae*), которые обусловлены существенными различиями климатических режимов, создаваемых влиянием Атлантического и Тихого океанов на внутренние районы Северной Азии.

Завершает монографию 7-я глава — «Выводы по результатам классификации и ординации», которую вряд ли следовало называть главой: она занимает всего полстраницы.

Книга Ермакова представляется весьма полезной, вносящей значительный вклад в характеристику лесов Евразии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Коломыц Э. Г. Ландшафтные исследования в переходных зонах (методологический аспект). М., 1987. 120 с.
- Миркин Б. М., Габбасов Г. Г., Попова Т. В. Типология сенокосов и пастбищ БАССР и краткие рекомендации улучшения и использования в разрезе типов. Уфа, 1977. 44 с.
- Розенберг Г. С. Сравнение результатов классификации растительности путем координации выделяемых единиц // Экология. 1978. № 4. С. 26—32.
- Таргульян В. О. Почвообразование и выветривание в холодных гумидных областях. М., 1971.
- Ermakov N., Dring J., Rodwell J. Classification of continental hemiboreal forests of North Asia // Braun-Blanquetia. 2000. Vol. 28. P. 1—131.

ХРОНИКА

УДК 06.053

© С. И. Генкал,¹ Р. М. Гогорев,² Л. Г. Корнева,¹ Н. И. Стрельникова³VIII ШКОЛА ДИАТОМОЛОГОВ РОССИИ И СТРАН СНГ
(БОРОК, 16—19 СЕНТЯБРЯ 2002 г.)S.I. GENKAL, R.M. GOGOREV, L.G. KORNEVA, N.I. STRELNIKOVA.
THE VIII WORKSHOP OF RUSSIAN AND CIS DIATOMOLOGISTS
(BOROK, SEPTEMBER 16—19, 2002)¹ Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина
152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок² Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2³ Санкт-Петербургский государственный университет
199034 С.-Петербург, Университетская наб., 7/9
Поступила 12.05.2003

С 16 по 19 сентября 2002 г. в пос. Борок Ярославской обл. под эгидой Института биологии внутренних вод РАН (ИБВВ) и Русского ботанического общества была проведена VIII Школа диатомологов СНГ на тему «Морфология, экология и биогеография диатомовых водорослей». В состав оргкомитета вошли: **С. И. Генкал** (директор ИБВВ), **Л. Г. Корнева** (ИБВВ), **Н. И. Стрельникова** (С.-Петербургский государственный университет). В работе Школы приняли участие 37 ученых из 5 стран: 33 специалиста из 19 учреждений 17 городов России, по 1 специалисту из Украины, Казахстана, Туркменистана и Израиля.

Первое заседание Школы открыли **Н. И. Стрельникова** и **С. И. Генкал**, которые тепло поприветствовали участников и пожелали успехов в работе Школы и в научной работе. В начале заседаний **Н. И. Стрельникова** сделала доклад «История диатомологии в России и СССР». По программе Школы был заслушан 21 устный доклад и представлено 9 стендовых докладов. Большинство включенных в программу докладов было опубликовано к открытию Школы в сборнике тезисов. Доклады по морфологии и систематике диатомовых были сделаны **С. И. Генкалом**, **Г. И. Поповской** «О морфологической изменчивости некоторых представителей рода *Nitzschia* Hass. (*Bacillariophyta*)»; **С. И. Генкалом**, **М. С. Куликовским** «Новые и интересные виды *Navicula* (*Bacillariophyta*) из реки Ночка (Пензенская обл.)»; **С. И. Генкалом**, **Е. Г. Лупикиной**, **Е. В. Лепской** «*Cyclotella tripartita* Håkansson from the lakes of Kamchatka»; **Р. М. Гогоревым** «Система морфологических признаков рода *Chaetoceros*»; **С. А. Булатовым** «Материалы по *Pseudosolenia calcar-avis* Sundstrom залива Кара-Богаз-Гол — вселенцу Каспийского моря»; **Е. А. Ивановой**, **В. И. Колмаковым**, **Е. С. Кравчук** «Эколого-физиологические и морфологические характеристики рода *Stephanodiscus* Ehr. в двух разнотипных прудах».

Среди докладов преобладали сообщения по экологии и флористике диатомовых водорослей (21). Ряд докладов был посвящен экологии и распространению отдель-

ных видов: **Л. Г. Корнева** «О распространении некоторых диатомовых водорослей в планктоне водоемов волжского бассейна и прилегающих к нему территорий», **И. С. Трифонова** «Экология и распространение *Aulacosira islandica* (O. Müll.) Sim. и *Aulacosira subarctica* (O. Müll.) Haworth в водоемах северо-запада России». По диатомовым водорослям урбанизированных водоемов было прослушано 2 доклада: **А. Г. Охупкин, Н. А. Старцева** «Состав и экология диатомовых водорослей малых водоемов урбанизированного ландшафта», **И. С. Трифонова, О. А. Павлова** «Водоросли в планктоне урбанизированных водоемов г. Санкт-Петербурга». 3 доклада были посвящены структуре и экологии диатомовых сообществ: **С. А. Булатов** «Структура и состояние диатомовых сообществ высокоминерализованных вод залива Кара-Богаз-Гол», **А. С. Стенина** «Структура флоры диатомовых водорослей в озерах востока большеземельской тундры», **В. Г. Харитонов** «Особенности формирования структуры танатоценоза в оз. Эльгыгытгын».

Много докладов было посвящено диатомовой флоре отдельных водоемов и ее сравнительному анализу: **В. Г. Девяткин** «Диатомовые водоросли в планктонных и бентосных альгоценозах водохранилищ верхней Волги», **О. В. Бородулина** «Сравнительно-флористический анализ флор диатомовых водорослей разнотипных водоемов», **Г. А. Юлова, А. Г. Охупкин, Е. Л. Воденеева** «Диатомовые водоросли Государственного природного заповедника „Керженский“ (Нижегородская обл.)», **М. И. Ярушина** «Эколого-систематический анализ флоры диатомовых водорослей Челябинской области», **О. А. Ляшенко** «Планктонные диатомовые водоросли мелководного эвтрофного озера», **Н. Ю. Метелева** «Диатомовые водоросли в перифитоне Рыбинского водохранилища», **И. В. Митропольская** «Диатомовые водоросли Рыбинского водохранилища». Кроме того, стендовые доклады представили: **Л. А. Щур, С. И. Генкал** «К вопросу о размерной структуре фитопланктона (*Bacillariophyta*) оз. Ханка», **В. А. Елизарова** «Придонная вода Рыбинского водохранилища как фактор роста планктонных диатомей», **О. В. Анисимова** «Диатомовые водоросли в Интернете (обзор информационных страниц)».

Особо следует отметить доклады, хорошо подготовленные технически и представленные интересно и живо: **С. С. Барина** и др. «Эколого-географический анализ флоры диатомовых водорослей континентального Израиля», **С. С. Барина** «Критерии оценки биоразнообразия водорослей», **С. Ф. Комулайнен** «Диатомовые водоросли в перифитоне рек Карелии», **Т. В. Фуштей** «Формирование видового состава диатомовых водорослей планктона морей — реликтов паратетиса в условиях частичной и полной изоляции от Мирового океана»; а также 2 доклада по ископаемой диатомовой флоре: **А. П. Ольштынская** «Диатомовая флора неогена восточного паратетиса», **И. Б. Цой** «Кайнозойские зональные комплексы диатомей в отложениях окраинных морей северо-западной Пацифики».

На заключительном заседании состоялось обсуждение докладов по наиболее важным направлениям в диатомологии. Кроме того, было прослушано сообщение **Н. И. Стрельниковой** о работе прошедшего 25—31 августа 2002 г. в г. Оттаве (Канада) 17-го Международного диатомового симпозиума. Также **С. И. Генкал** доложил о результатах решения поставленного на предыдущей Школе вопроса об организации национального Диатомового общества. На основании прослушанных докладов, дискуссий и выступлений были приняты следующие рекомендации:

1) Было единодушно отмечено положительное значение всех проведенных школ и их необходимость проведения в дальнейшем. Следующую IX Школу решено провести в 2005 г. в пос. Борок (ИБВВ).

2) Обратиться от имени Школы к ректору С.-Петербургского государственного ун-та на предмет создания центра сохранения коллекций.

3) Подготовить для публикации материалы по истории изучения диатомовых водорослей в России и странах СНГ.

4) Проработать вопрос о проведении Международного симпозиума по диатомовым водорослям в России (Борок).

УДК 06.053

Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 4

© В. А. Мартыненко, И. И. Полетаева

**VI РАБОЧЕЕ СОВЕЩАНИЕ
«УСПЕХИ СРАВНИТЕЛЬНОЙ ФЛОРИСТИКИ В РОССИИ.
ВКЛАД ШКОЛЫ А. И. ТОЛМАЧЕВА»
(СЫКТЫВКАР, 17–21 ИЮНЯ 2003 г.)**

V. A. MARTYNNENKO, I. I. POLETAEVA. THE VI WORKSHOP

«ADVANCES IN COMPARATIVE FLORISTICS IN RUSSIA.

CONTRIBUTION BY A. I. TOLMACHEV'S SCHOOL». SYKTYVKAR, JUNE 17–21, 2003

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар

Поступила 05.11.2003

С 17 по 21 июня 2003 г. в г. Сыктывкаре при Институте биологии Коми научно-го центра Уральского отделения Российской академии наук состоялось VI рабочее совещание по сравнительной флористике, посвященное столетию со дня рождения выдающегося ботанико-географа, основателя отечественной школы сравнительной флористики Александра Иннокентиевича Толмачева.

Совещание было организовано Русским ботаническим обществом (секция флоры и растительности) и Институтом биологии Коми НЦ УрО РАН (отдел геоботаники и проблем природовосстановления). На совещании присутствовали 42 специалиста из 18 учреждений (академических институтов, вузов, заповедников) из 14 городов России: Санкт-Петербурга, Москвы, Екатеринбурга, Ижевска, Петрозаводска, Сыктывкара, Твери, Кировска, Кирова и др. В работе совещания участвовали 8 докторов и 18 кандидатов наук, было заслушано 37 докладов и 7 сообщений в виде постеров. Следует отметить активное участие в заседаниях научной молодежи, выступившей с интересными докладами и участвовавшей в дискуссиях.

Совещание открыл директор Института биологии Коми НЦ УрО РАН А. И. Таскаев, который подчеркнул выдающуюся роль А. И. Толмачева в изучении флоры и растительности Севера, а также отметил его тесные творческие связи с ботаниками Республики Коми. Участников совещания приветствовал заместитель министра природных ресурсов и окружающей среды Республики Коми Н. И. Хорошкеев. На совещании присутствовали дети А. И. Толмачева — Ольга Александровна и Александр Александрович.

С докладом «А. И. Толмачев — выдающийся ученый и общественный деятель» выступила В. А. Мартыненко (Институт биологии Коми НЦ УрО РАН). Достижения в области сравнительной флористики и перспективы ее развития были освещены в обобщающем докладе Б. А. Юрцева (БИН РАН) «Некоторые итоги развития сравнительной флористики в России: школа А. И. Толмачева». Были подведены итоги развития сравнительной флористики в России, связанные с разработанными Толмачевым более 70 лет назад методологией и методом конкретных, или элемен-

тарных, флор, что во многом определило развитие сравнительной флористики во второй половине XX столетия. Ключевым объектом изучения и сравнительного анализа стали целостные единицы флоры на стыке внутриландшафтных и региональных уровней, территориально связанные с ландшафтом. Это интенсифицировало инвентаризацию флоры, включая учет распределения видов по экотопам и сообществам, количественную оценку популяций, способствовало распознаванию других элементарных единиц флористики (локальные флоры, флоры речных бассейнов разного ранга), структурировало подход к изучению региональных флор, расширило возможности применения статистических методов к сравнительному анализу флор; способствовало осознанию иерархии флористических систем на внутриландшафтном, ландшафтном и региональном уровнях, что привело к разработке структурно-функциональной концепции флоры как иерархической системы популяции. К числу основных задач флористики добавились анализ пространственно-временной структуры биоразнообразия растительного мира и его мониторинг.

Пленарное заседание завершилось докладом **О. В. Ребристой** (БИН РАН), изложившей результаты исследований флоры Ямала, наименее изученной в западносибирском секторе Арктики. По мнению докладчика, значительная бедность видового состава растений (всего 410 видов), дизъюнктивное распространение многих из них обусловлены историей формирования растительного покрова территории в плейстоцене и голоцене. Впервые найдены на полуострове некоторые зоарктические, криофильно-степные и галофильные виды, маркирующие различные этапы становления флоры.

Следующая серия сообщений была посвящена локальным и парциальным флорам. Интересные данные по сравнительному анализу 10 флористических районов и 30 локальных флор Карелии были доложены **Е. П. Гнатюк, А. В. Кравченко, А. М. Крышенем** (Петрозаводский госуниверситет; Карельский НЦ РАН). Авторы не только обобщили сведения об их видовом разнообразии и особенностях флористической структуры, но и подтвердили или уточнили границы флористических выделов от подзон до районов на территории Карелии, при этом были апробированы разные алгоритмы количественного анализа флор. В сообщении **Н. В. Орловской** (Сыктывкарский государственный университет) был дан анализ эколого-ценотической структуры восьми конкретных флор: островов и побережья Баренцева моря. Основной популяционный пул для всех флор формируют виды ландшафтно-неактивные, мало активные нормальных и средних по степени увлажнения местообитаний. Таксономическая модель конкретных флор является удобным объектом изучения ценотических эффектов на ландшафтно-экологическом уровне. В докладе **О. Г. Барановой** (Удмуртский государственный университет) была рассмотрена таксономическая и географическая структура 20 локальных флор Вятско-Камского междуречья. Показано, что уровни видового разнообразия обусловлены разным географическим положением, характером ландшафтов и освоенностью территории. Число дифференциальных видов, определяющих специфику флоры, колеблется от 1 до 36, а общие виды составляют 20 % флоры Вятско-Камского междуречья. Доклад **О. В. Хитун, А. А. Зверева** (БИН РАН, Томский государственный университет) был посвящен анализу количественных показателей локальных (ЛФ) и парциальных (ПФ) флор Гыданского и Тазовского полуостровов (Западносибирская Арктика). На широтном градиенте с юга на север во флорах подзон в целом и в ЛФ происходит обеднение на всех таксономических уровнях. Напротив, видовое богатство ПФ однотипных экотопов мало изменяется как на уровне объединенных ПФ, так и на уровне конкретных контуров (непараметрический тест Манна-Уитни), богатство объединенных ПФ зональных местообитаний

(плоских вершин увалов) даже увеличивается к северу. **В. А. Шадрин** (Удмуртский государственный университет) использовал особенности изученных локальных флор для уточнения границ подзоны южной тайги и хвойно-широколиственных лесов в пределах Удмуртии и отметил элементы естественного остепнения, проявляющегося в наличии лесостепных видов и их сообществ. В докладе **В. А. Мартыненко** и **В. А. Канева** (Институт биологии Коми НЦ УрО РАН) сравнивались систематическая и географическая структуры локальных флор, расположенных на севере и юге подзоны средней тайги в Республике Коми. При близком уровне видового разнообразия двух наиболее крупных семейств — астровых и мятликовых — степень их общности не превышает 60 %, что обусловлено прохождением границ распространения многих видов в пределах подзоны. В «северных» локальных флорах доля арктоальпийских и гипоарктических элементов больше, чем в «южных» — неморальных и лесостепных; на юге подзоны отмечена обратная закономерность. Сообщение **Г. С. Шушпанниковой** (Сыктывкарский госуниверситет) было посвящено анализу луговых парциальных флор речных бассейнов Вычегды и Печоры. Показано, что флористическое разнообразие уменьшается по зональному градиенту с юга на север, в пределах рассматриваемой территории все луговые ПФ имеют бореальный характер, группа видов северных фракций в парциальных луговых флорах северного расположения имеет более высокие показатели, чем на юге, где возрастает доля южных фракций. В докладе (в форме постера) **Т. В. Новаковской** (Сыктывкарский государственный университет) сообщалось о локальной флоре Харьягинска, расположенного в бассейне р. Печоры. Систематический, географический, биолого-ценотический анализы флоры показали, что выявленная локальная флора достаточно представительна для северной лесотундры и ее структура согласуется с данными близких ЛФ. Наиболее близка по видовому составу к ЛФ Харьягинска ЛФ Нарьян-Мара (коэффициент общности — 65 %), наименее — ЛФ Лек-Воркуты (коэффициент общности — 55 %). Результаты изучения хорологической структуры парциальных флор предгорий Сальных тундр в Лапландском заповеднике **И. Б. Кучерова** и **В. В. Чепиноги** (БИН РАН, Иркутский государственный университет) были заслушаны в записи ввиду отсутствия докладчиков на совещании. В докладе обобщены результаты сопоставления таксономической, хориономической, зонально-координатной и биоморфной структуры 25 парциальных флор, присущих аналогичным внутриландшафтным позициям в различных высотных поясах.

В докладе **С. В. Дегтевой** (Институт биологии Коми НЦ УрО РАН) были подведены итоги многолетнего изучения видового состава трех формаций лиственных лесов (березняки, осинники, сероольшаники) подзон южной и средней тайги Республики Коми. Установлено, что в процессе экзогенных сукцессий при смене доминантов древесного яруса происходит формирование специфических биотопов и, как следствие, изменение флористических комплексов, ценотической роли видов в нижних ярусах лесных сообществ. Данные анализа сходства видового состава с использованием коэффициента Стюгrena-Радулеску свидетельствуют о высокой специфичности видового состава лиственных лесов, которые образуют по этому признаку плеяду, обособленную на уровне связи + 7.3 от плеяды хвойных лесов. В лиственных лесах исследованной территории выявлено 404 вида сосудистых растений, принадлежащих к 216 родам из 68 семейств. Наиболее разнообразна по видовому составу формация березовых лесов (зарегистрирован 361 вид), наименьшим видовым богатством характеризуются сероольшаники (262 вида). Численность видов в березовых и осиновых лесах в 1.5—2 раза выше, чем в ельниках и в 2—2.5 раза выше, чем в сосняках. Высокий уровень видового разнообразия листвен-

ных лесов определяется увеличением числа многолетних травянистых растений. Установлено, что систематическая структура флористических комплексов различных формаций лиственных лесов в значительной степени сходна и в основном соответствует систематической структуре флоры тайги, географическая отличается большим участием подтаежных и неморальных видов и некоторым увеличением доли европейских видов. Облик флористического комплекса производных березняков и осинников определяют виды «свиты ели», многие из которых (*Oxalis acetosella*, *Trientalis europaea*, *Maianthemum bifolium*, *Luzula pilosa* и др.) под их пологом встречаются чаще, чем в ельниках.

Первостепенными объектами флористов являются особо охраняемые природные территории. Характеристике видового разнообразия и особенностей структуры флоры некоторых из них было посвящено несколько докладов. В частности, **А. С. Третьякова**, **М. М. Юдин** (Уральский государственный университет), **Д. М. Прядеин** (Национальный парк «Припышминские боры») познакомили слушателей с растительным покровом уникального лесного массива, расположенного в Свердловской обл. Отмечены бореальные черты флоры, наличие неморальных, лесостепных и степных элементов, эндемичных видов, прослежены северные, восточные, западные и южные границы распространения растений, проходящие в пределах национального парка «Припышминские боры», учтены виды, охраняемые на Урале и в России. Первые сведения о флоре и растительности части государственного природного заповедника «Ненецкий», охватывающей низовья р. Нерута, были представлены в сообщении **С. Н. Плюснина** (Институт биологии Коми НЦ УрО РАН), **И. А. Самариной** (Сыктывкарский государственный университет) и **Н. Н. Зайкаловой** (Санкт-Петербургский государственный университет). Специфика флоры определяется расположением района исследований на границе подзон южных и типичных восточно-европейских тундр. Наибольшим видовым разнообразием отличаются ивняки, значительно меньше видов в ерниках и лишайниковых тундрах. Предварительный список сосудистых растений включает 133, мохообразных более 30, лишайников более 70 видов. На этом же заседании был представлен доклад **Н. В. Налимовой** (заповедник «Присурский»), посвященный анализу флоры и состояния популяций редких видов сосудистых растений этой охраняемой природной территории в Республике Чувашия.

Внимание флористов привлекает формирование растительного покрова антропогенных ландшафтов, при изучении которого ими активно используются методы сравнительной флористики.

Тему урбанofлористики открыл доклад **Н. Г. Ильминских** (Удмуртский государственный университет). В нем было освещено современное состояние исследований антропогенных местообитаний и их флор. Отмечено усиление интереса исследователей к данной проблеме. Получены многочисленные данные мониторинга антропогенно измененных флор, их анализ позволил выявить зональные черты антропогенных изменений. Сформулированы новые подходы к изучению городских флор. Автор детально осветил существующие методологические проблемы урбанofлористики, указав на необходимость территориальной, историко-динамической, таксономической, типологической и экотопологической эквивалентности при изучении сравниваемых флор.

Н. Н. Панасенко (Брянский государственный университет) изучал урбанofлору г. Брянска на основе ландшафтного подхода, выделяя парциальные флоры плакора, склонов долин, балок, поймы. Был проведен многофакторный анализ систематической, географической, биоморфологической структуры флоры. Урбанизация приводит к упрощению состава, стиранию зонально-географических особенностей

и унификации флоры. Автором определены численность адвентивных видов, основные синантропные сообщества и закономерности антропогенной трансформации растительного покрова города. О высокой степени антропогенной трансформации флоры свидетельствует появление в ней значительного количества адвентивных видов растений. Состоянию этой проблемы в Мурманской обл. уделила внимание в своем сообщении **В. А. Костина** (Полярно-альпийский ботанический сад Кольского НЦ РАН). Наибольшим разнообразием антропохоров отличались районы с развитой промышленной инфраструктурой и транспортной сетью. Заносные виды составляют 30 % видов флоры Мурманской обл., однако более половины из них не способны натурализоваться в условиях Севера. Итоги тридцатилетних наблюдений за процессами естественного зарастания буровых площадок на нефтяных месторождениях Большеземельской тундры изложил в своем докладе **Б. И. Груздев** (Сыктывкарский государственный университет). Показано, что в течение этого времени пионерная растительность замещается злаковыми сообществами с преобладанием бореальных видов, а спустя 25—30 лет формируются ивняково-злаковые группировки, где доминирующая роль принадлежит гипоарктическим видам, господствующим и в ненарушенных растительных сообществах района. Антропогенная бореализация растительного покрова при прекращении техногенного воздействия носит временный характер. **Т. И. Тронина** (Удмуртский государственный университет) на примере контуров ряда нефтяных месторождений Удмуртии, детально изученных во флористическом отношении, вскрыла проблему кооптации многочисленных «фрагментарных» (по выражению автора) флор, малых и неравновеликих, в базы флористических данных с целью возможности вовлечения этого богатейшего материала в сравнительно-флористические исследования посредством применения метода «мер включения» для целей флористического мониторинга в качестве самостоятельных единиц при равенстве их площадей. Целью исследований **О. В. Харитоновой** и **О. В. Телеговой** (Институт экологии растений и животных УрО РАН) было выявление видового состава растений антропогенно трансформированных местообитаний Висимского и Печоро-Илычского государственных природных биосферных заповедников, расположенных на западном склоне Урала. В синантропной флоре резерватов преобладают апофиты, доля адвентивных видов незначительна, индекс синантропизации довольно низок и уменьшается в направлении с юга на север. Сообщение **Е. М. Тарасовой** (Вятский государственный гуманитарный университет) было посвящено изучению флоры г. Кирова, оценке количественной представленности видов во временном аспекте. Собранная информация позволяет оценить динамику активности, степень устойчивости представителей природной флоры в процессе урбанизации и приблизиться к вопросам прогнозирования ее изменений.

На совещании было заслушано несколько докладов, посвященных изучению водных парциальных флор. Теоретические и методические подходы к их анализу осветил в своем выступлении **А. И. Кузьмичев** (Институт биологии внутренних вод РАН). Впервые в понятиях и терминах современной сравнительной флористики рассмотрен гидрофильный компонент растительного покрова, дается развернутый структурный анализ гидрофильных флор разных регионов Европейской и Азиатской России. Разработанные подходы и методы анализа гидрофитона могут быть использованы при изучении других эколого-ценотических комплексов флоры, представляющих неполные территориальные совокупности видов растений. В докладе **Б. Ю. Тетерюка** (Институт биологии Коми НЦ УрО РАН) «Гидрофильная флора бассейна р. Вычегда» освещены вопросы систематической, географической и типологической структуры флоры водоемов одного из крупнейших притоков Северной

Двины — р. Вычегды. Показано, что гидрофильная флора вычегодского бассейна по ряду показателей (составу ведущих семейств, соотношению географических элементов и др.) имеет много общего с гидрофильными компонентами флор севера Европейской России. Ее своеобразие определяют типологическая структура и наличие редких реликтовых видов. Результаты сравнительного анализа водной, прибрежно-водной и болотной ценофлор Ильменского государственного заповедника представили **Н. Б. Куянцева** и **Т. Г. Ивченко** (Ильменский государственный заповедник УрО РАН). Систематическая «изоляция» водной ценофлоры от двух других выражается в наличии ряда специфических семейств (рдестовые, нимфейные и др.). Особенности переходной прибрежно-водной ценофлоры раскрывают направленность процессов болотообразования в динамике озерных дериватов. Состав 10 ведущих семейств сравниваемых объектов меняется в зависимости от экологических условий.

В последнее время сравнительно-флористические методы активно используются и в бриологии. Так, при изучении географической структуры бриофлоры Республики Коми **Г. В. Железновой** (Институт биологии Коми НЦ УрО РАН) удалось доказать, что границы ареалов различных видов листостебельных мхов обусловлены как грациями количества тепла, так и степенью континентальности климата. Увеличению видового разнообразия способствует наличие горных поднятий — Тимана и Урала, в бриофлоре которых присутствуют арктоальпийский, гипоарктогорные и горные географические элементы, которые обнаруживают связи с другими горными системами северного и южного полушарий. Данные о бриофлоре еловых лесов биосферного заповедника «Северная Карелия» и его окрестностей были изложены в докладе **А. И. Максимова, А. Д. Потемкина, Т. А. Максимовой, Т. Хокканен** (Институт биологии Карельского НЦ РАН). Бриофлору изученных участков авторы рассматривают как парциальную флору еловых лесов в пределах локальной бриофлоры заповедника. Из 120 видов листостебельных мхов и 75 видов печеночников 9 включены в Красную книгу Финляндии. Сообщение **Л. Е. Курбатовой** (БИН РАН) посвящено особенностям распространения листостебельных мхов в пределах Ленинградской обл. Из 406 видов, встреченных в 5 природных районах, 134 являются общими. Для карельского и северо-восточного районов характерно наличие северных и скальных элементов, а для юго-западного — редких кальцефильных видов. Исследования **Т. П. Шубиной** (Институт биологии Коми НЦ УрО РАН) флоры листостебельных мхов березовых, осиновых и сероольховых лесов Республики Коми показали ее достаточно высокое разнообразие (140 видов из 62 родов и 27 семейств). Установлено, что основу флористического списка составляют виды таежных лесов. Результаты систематического, географического и экологического анализов свидетельствуют о сохранении флорой мхов зональных особенностей. своеобразие бриофлоры проявляется в увеличении встречаемости и роли представителей неморального элемента в сравнении с коренными хвойными лесами. Лиственные леса способствуют обогащению северной флоры неморальными видами. Наибольшую ценотическую роль листостебельные мхи выполняют в долгомошных, сфагновых и сфагново-зеленомошных типах березовых лесов, наименьшую — в травянистой группе типов леса.

В докладе **А. А. Нотова, Л. В. Колосовой и У. Н. Спириной** (Тверской государственной университет) сравниваются флоры сосудистых растений и мохообразных на уровне физико-географических провинций средней полосы России.

Изучение биоразнообразия методами сравнительной флористики имеет место в лихенологии и альгологии. Результаты таксономического анализа лихенофлоры Новгородской обл. и смежных с ней территорий приводятся в докладе **О. А. Катае-**

вой (БИН РАН). В результате проведенного исследования в лишенофлоре Новгородской обл. выявлено 266 видов лишайников, относящихся к 12 порядкам, 43 семействам и 91 роду. Состав ведущих семейств и родов лишенофлоры типичен для лишенофлор умеренных широт Голарктики. Сравнение показателей систематического многообразия близких по своим ботанико-географическим особенностям лишенофлор Новгородской, Московской, Тверской и Псковской областей выявило, что они практически одинаковы.

Предметом исследования **С. С. Бариновой** (Университет г. Хайфы, Израиль) и **О. В. Анисимовой** (Московский государственный университет) был поиск критериев оценки полноты видового состава водорослей при сравнительно-флористическом анализе. На основе списков разных авторов подсчитано распределение числа низших таксонов по числу высших. Графики, отражающие распределение числа видов по числу родов, имеют гиперболический вид. Зависимость определена для всех рассмотренных списков водорослей, предварительно подвергшихся таксономической унификации. Этими же авторами был представлен постер, в котором делается попытка использовать для анализа видового состава водорослей теорию множеств, в качестве инструмента для выделения таксономических и экологических групп видов предполагается критерий сигмы. Альгофлору искусственных водоемов в одном из районов г. Москвы изучала **О. Л. Романова** (Институт глобального климата и экологии Госгидромета, РАН). По таксономической структуре альгофлоры и богатству видов водорослей городские водоемы оказались сходными, а их различия были обусловлены степенью антропогенной нагрузки. Преобладали представители отделов *Cyanophyta*, *Ochrophyta*, *Chlorophyta*, общими для изученных водоемов оказались преимущественно зеленые и диатомовые водоросли. Основой анализа альгофлор Алтайского заповедника, 4 заповедников Грузии и 6 — Дальнего Востока, выполненного **О. В. Анисимовой** (Московский государственный университет), являлись их флористические списки. В результате кластерного анализа определено наибольшее сходство объектов внутри одной флористической провинции, что подтверждается выделением в дендрограмме групп дальневосточных и кавказских альгофлор. В докладе **Е. Н. Патовой** (Институт биологии Коми НЦ УрО РАН) представлены материалы о результатах исследования разнообразия *Cyanophyta* в ледниковых озерах бассейна р. Малый Паток (Приполярный Урал, национальный парк «Югыд Ва»). Выявлено относительно высокое разнообразие и сложность структуры сообществ синезеленых водорослей ледниковых озер, показано преобладание видов, предпочитающих для поселения чистые, низкоминерализованные воды, что свидетельствует о благополучном экологическом состоянии этих водных объектов в национальном парке «Югыд Ва». В форме стендового доклада были представлены материалы **А. С. Стениной** (Институт биологии Коми НЦ УрО РАН) по сравнительному анализу флоры *Bacillariophyta* озер востока Большеземельской тундры. Основу флоры (85 % видового состава) формируют 14 ведущих родов, среди которых доминирует по разнообразию род *Navicula*. В озерах разных районов имеются различия в систематической и географической структурах флоры *Bacillariophyta*, в уровне видового разнообразия отдельных семейств, что обусловлено особенностями ландшафтов и химического состава вод. На сильно заболоченных территориях с преимущественным распространением термокарстовых озер пропорции индикаторных групп возрастают в пользу ацидофильных форм. Доля бореальных видов снижается в направлении к северу.

Демонстрационный доклад **Е. Е. Кулюгиной** (Институт биологии Коми НЦ УрО РАН) был посвящен исследованию видового состава сосудистых растений, мохообразных и лишайников песчаных обнажений в дельте р. Печоры, бассейнах

рек Седуйяха (Малоземельская тундра) и Ортина (Большеземельская тундра). Наибольшее видовое разнообразие выявлено на песках р. Ортина, наименьшее — р. Печоры. В последнем случае число видов сосудистых растений было выше, чем лишайников, в двух других имела место обратная закономерность, что обусловлено действием в дельте р. Печоры мощного фактора поемности. Наибольшую долю северных широтных элементов включала флора р. Седуйяхи, занимающая самое северное положение.

Постер **Т. В. Малышевой** (г. Москва) содержал информацию о создании базы данных по обычным, редким и исчезающим видам лесных мохообразных и лишайников, которая позволяет разработать меры по охране и восстановлению лишайниково-мохового покрова, получить данные по естественной и антропогенной его динамике.

На совещании состоялись 2 вечерних дискуссии за круглым столом. Одна была посвящена методам внутреннего районирования путем кластеризации ЛФ и нанесения кластеров на картосхему, с переходом от попарного сравнения ЛФ к сравнению фактор-минимумов (по долготным элементам) и тех же ЛФ по видовому составу каждой фракции отдельно. Вторая дискуссия касалась подходов к расчету географической (региональной) активности с учетом встречаемости видов на данной фитохории; Б. А. Юрцев разработал проект соответствующей таблицы, который был распространен среди участников и будет опубликован. В заключение был зачитан доклад **Р. В. Камелина** «Читая Ю. Д. Клеопова», вызвавший большой интерес.

В рамках культурной программы участники совещания посетили музей Института геологии Коми НЦ УрО РАН и совершили научную экскурсию в заказники «Сыктывкарский» и «Важьелью».

Задачи флористов на предстоящий период были сформулированы в виде научных рекомендаций, включающих разработку классификации местоположения ЛФ как основы для их экологического сравнения, расширение использования методов сравнительной флористики в бриологии, лихенологии и альгологии, координацию научных программ разной интенсивности и методов, создание реперной сети эталонных локальных флор. Рекомендовано приступить к обобщению накопленных массивов данных по локальным и парциальным флорам России, делая упор на публикацию в открытой печати первичных материалов по парциальным и локальным флорам, продолжить разработку метода оценки парциальной, ландшафтной и региональной активности видов растений.

Совещание приняло следующее решение:

1. Одобрить работу секции флоры и растительности Русского ботанического общества, Коми отделения РБО и Института биологии Коми НЦ УрО РАН (отдел геоботаники и проблем природовосстановления) по подготовке и проведению VI рабочего совещания по сравнительной флористике, посвященного 100-летию со дня рождения А. И. Толмачева. Выразить благодарность ботаникам Республики Коми за большую организационную работу и гостеприимство.

2. Просить Институт биологии Коми НЦ УрО РАН оказать содействие в опубликовании рецензированных текстов докладов в виде сборника «Успехи сравнительной флористики в России: вклад школы А. И. Толмачева» и взять на себя сбор и научное редактирование рукописей (совместно с секцией «Флоры и растительности» РБО).

3. Просить редколлегию «Ботанического журнала» опубликовать научную хронику VI рабочего совещания по сравнительной флористике.

4. Обратиться к руководству Института леса и Института биологии Карельского научного центра, Петрозаводского государственного университета с просьбой

о проведении следующего, VII рабочего совещания по сравнительной флористике, в сентябре 2008 г. в г. Петрозаводске.

5. Просить ботаников Тверского университета взять на себя труд по составлению и публикации списка локальных флор средней России для последующего вовлечения их в анализ региональных флор.

6. В связи с возросшим значением сравнительно-флористических исследований в целях выявления и сохранения биологического разнообразия, проведения мониторинга и прогнозирования развития экосистем просить руководство вузов России, институтов РАН обратить особое внимание на подготовку кадров высшей квалификации по специальности «Ботаника», ориентированных на флористические исследования.

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2004. Т. 89. № 4)

Стр.

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE VASCULARES

Polygala × kotovii Val. Tikhom. sp. nov.	656
--	-----

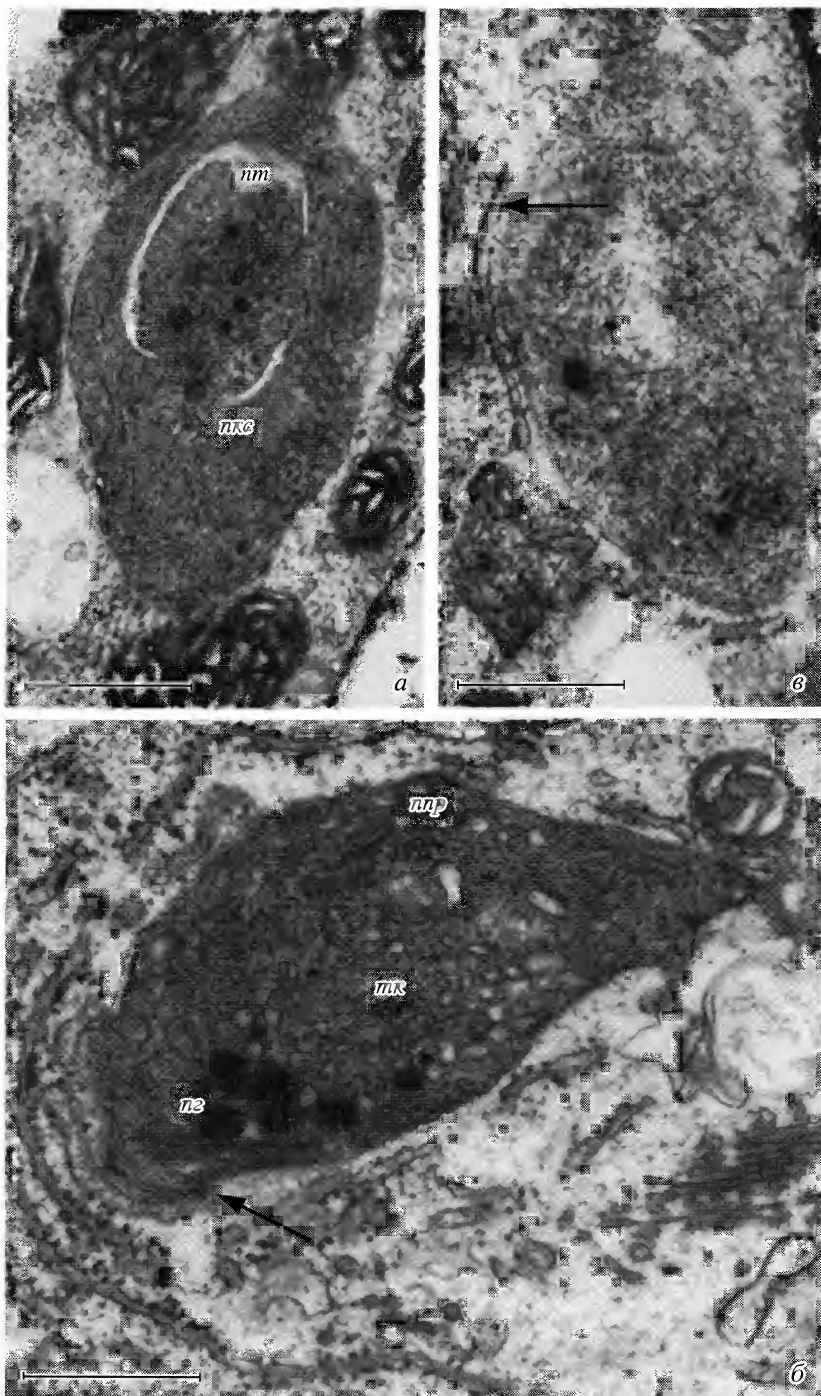


Таблица I. Лейкопласты в секреторных клетках железистых волосков *Drosera adalae* (а), *D. rotundifolia* (б) и *D. capillaris* (в).

Стрелками обозначены контакты цистерн эндоплазматического ретикулума с оболочкой лейкопласта. пг — пластоглобула, пкс — паракристаллическая структура, ппр — периферический пластидный ретикулум, пт — полость тилакоидов, тк — трубчатый комплекс. Масштабная линейка — 0,5 μm.



Таблица II. Лейкопласты в секреторных клетках железистых волосков *Drosera anglica*.

Стрелкой обозначен контакт цистерн эндоплазматического ретикулума с оболочкой лейкопласта. к — кристалл. Остальные обозначения те же, что и в табл. I. Масштабная линейка — 0.5 μm .

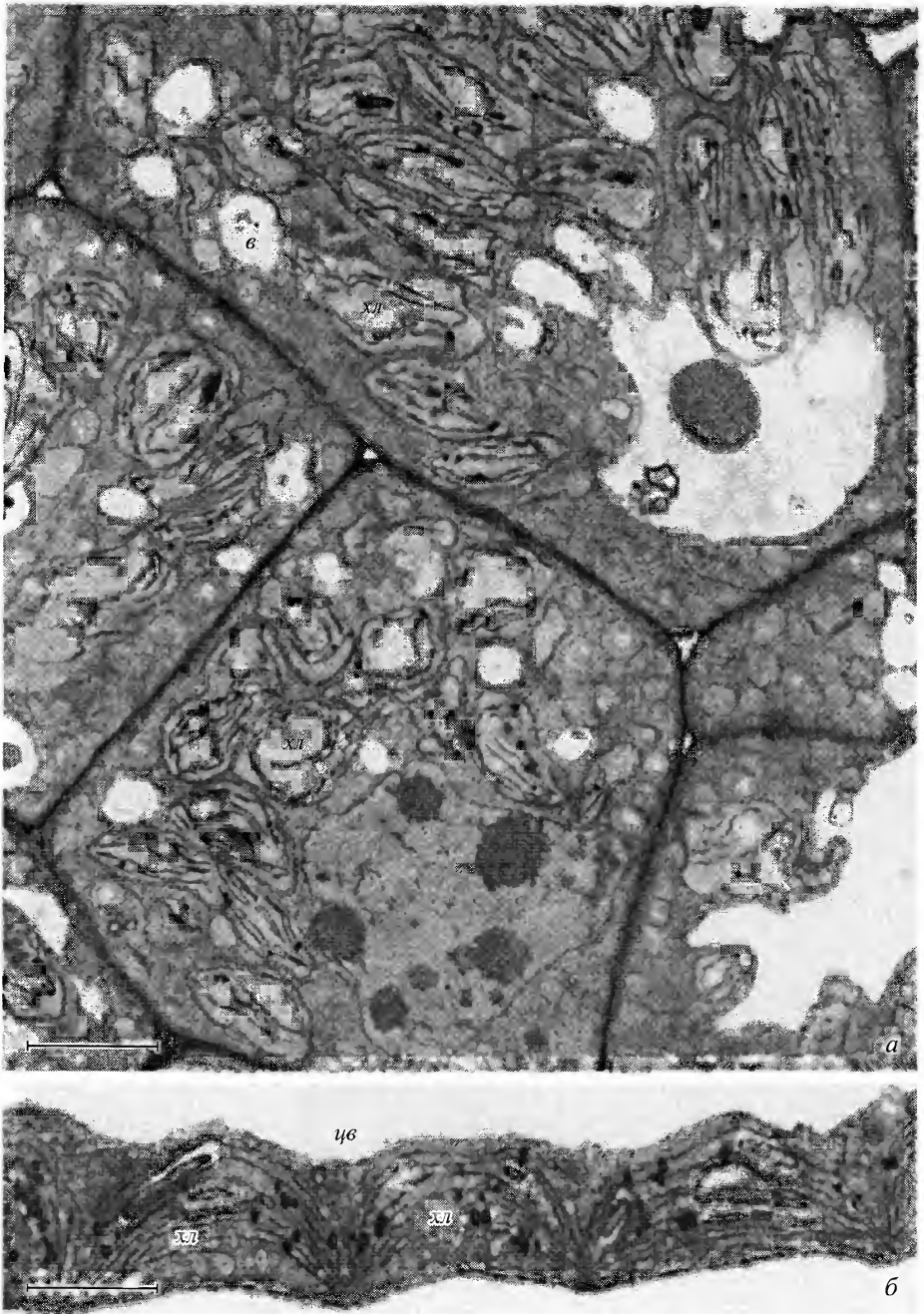


Таблица I. Распределение хлоропластов в клетках *Barbarea vulgaris*.

— флоральный нектарник, б — палисадный мезофилл. л — вакуоль, хл — хлоропласт, зх — центральная вакуоль.
Масштабная линейка — 2.5 мкм.

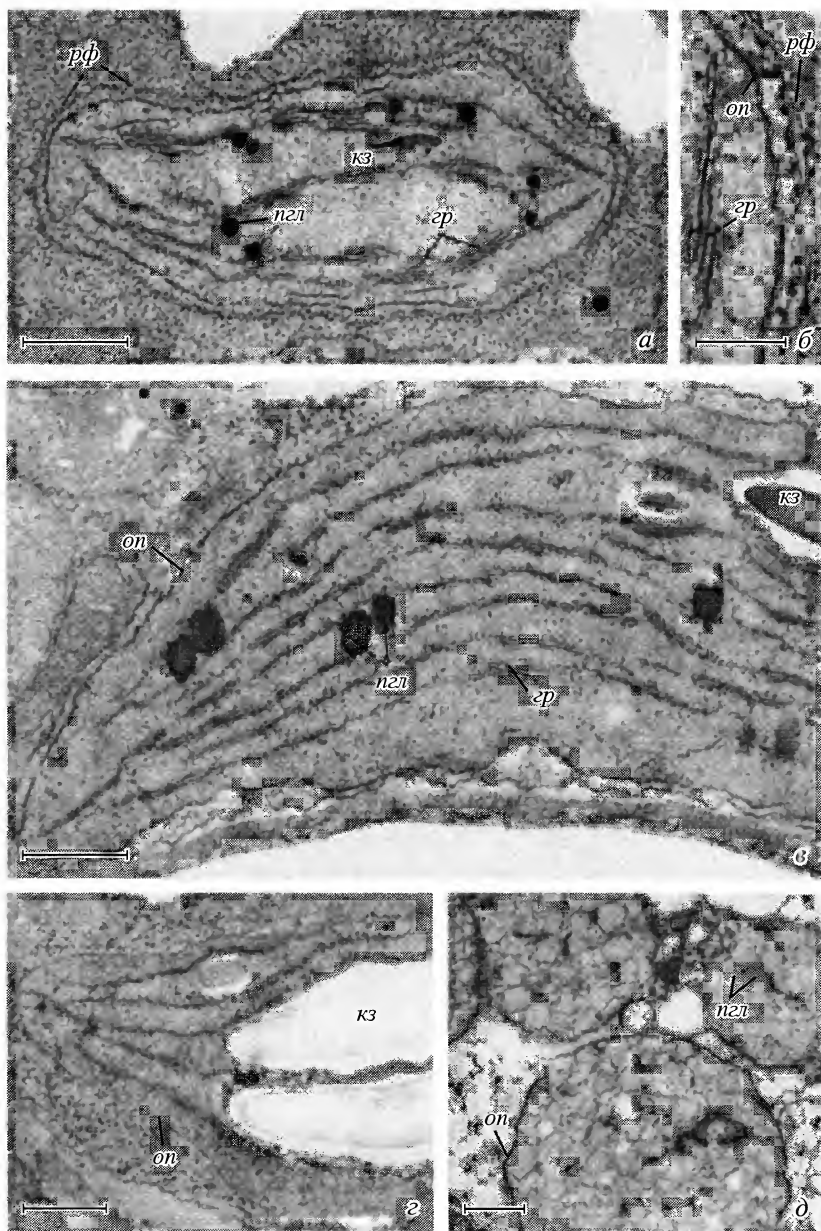


Таблица II. Структура хлоропластов нектарника (а, б), мезофилла листа (в) и стручка (г). хромопластов лепестка (д).

gp — грана, кз — крахмальное зерно, on — оболочка пластиды, ngl — пластоглобула, pf — ретикулярный футляр.

Масштабные линейки: а, в, д — 0.5 мкм, б — 0.25 мкм.

	Page
Kashin A. S. Speciation under gametophytic apomixis as an unstable system of the seed reproduction	521
Muravnik L. E., Ivanova A. N. Comparative plastid characteristics of tentacles in <i>Drosera</i> (<i>Droseraceae</i>) plants in the context of naphthoquinone synthesis	543
Vassilyev A. E., Koteyeva N. K. Chloroplasts of nectaries, are they an additional source of nectar components?	558
Khodachek E. A., Sokolova M. V. Botanical-geographical characteristic of a latitudinal transect through the North-Western coast of Taimyr Peninsula (the Lenivaya River basin)	563
Ivanova N. S. Trends of undergrowth transformation in mountain dark-coniferous forests of the Southern Urals	583
Osipov S. V. Subalpine open woodlands of Bureinskoye Highland (Far East, the Amur and Uda interfluve)	598
 COMMUNICATIONS	
Moutchnick E. E. The lichens of Voronezh city	614
Bacharov D. S., Tarbaeva V. M., Dalke I. V., Golovko T. K. Morphological, anatomical and physiological characteristics of <i>Rhodiola rosea</i> (<i>Crassulaceae</i>) seeds	625
Godin V. N. Biological characters of <i>Pentaphylloides fruticosa</i> (<i>Rosaceae</i>) pollen in the context of sex differentiation	631
Kurkin K. A. Estimation of drought-resistance of perennial herbs in Barabinskaya forest-steppe and the Oka River flood-plain	638
 SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA	
Tichomirov Val. N. The genus <i>Polygala</i> (<i>Polygalaceae</i>) in the flora of Belorussia	652
 FLORISTIC RECORDS	
Biazrov L. G., Zhurbenko M. P. New and rare lichen species from Khangai Upland (Mongolia)	663
Krasnoborov I. M. <i>Artemisia pamirica</i> (<i>Asteraceae</i>) in the Russian Altai and the Republic of Tyva	667
Veselova P. V. Record of <i>Diplotaxis muralis</i> (<i>Brassicaceae</i>) in the Western Kazakhstan	669
 JUBILEES AND MEMORIAL DATES	
Melnik V. I. Joseph Paczoski (on the 140-years anniversary)	672
 OBITUARIES	
Kulikova G. G., Murashev V. V., Timonin A. C. In memoriam: Nonna Robertovna Meyer-Melykyan (2 VIII 1937—5 V 2003)	680
 CRITICS AND BIBLIOGRAPHY	
Golub V. B., Rozenberg G. S., Saksonov S. V. N. B. Ermakov. Diversity of boreal vegetation of the North Asia. Hemiboreal forests. Classification and ordination. 2003	691
 CHRONICLES	
Genkal S. I., Gogorev R. M., Korneva L. G., Strelnikova N. I. The VIII Workshop of Russian and CIS diatomologists (Borok, September 16—19, 2002)	694
Martynenko V. A., Poletaeva I. I. The VI Workshop «Advances in comparative floristics in Russia. Contribution by A. I. Tolmachev's school». Syktyvkar, June 17—21, 2003	696
Index of new plant names	704

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2004. Т. 89. № 4)

	Стр.
Кашин А. С. Проблема вида и видообразования при гаметофитном апомиксисе как неустойчивой системе семенного размножения	521
Муравник Л. Е., Иванова А. Н. Сравнительная характеристика пластид железистых волосков представителей рода <i>Drosera</i> (<i>Droseraceae</i>) в связи с синтезом нафтохинонов	543
Васильев А. Е., Котеева Н. К. Хлоропласты нектарников: дополнительный источник компонентов нектара?	558
Ходачек Е. А., Соколова М. В. Ботанико-географическая характеристика широтного профиля северо-западного побережья полуострова Таймыр (бассейн реки Ленивой)	563
Иванова Н. С. Тенденции трансформации нижних ярусов горных темнохвойных лесов Южного Урала	583
Осипов С. В. Подгольцовые редколесья Буреинского нагорья (Дальний Восток, Амурско-Удское междуречье)	598
СООБЩЕНИЯ	
Мучник Е. Э. Лишайники города Воронежа	614
Бачаров Д. С., Тарбаева В. М., Далькэ И. В., Головкин Т. К. Морфолого-анатомические и физиологические особенности семян <i>Rhodiola rosea</i> (<i>Crassulaceae</i>)	625
Годин В. Н. Биологические особенности пыльцы <i>Pentaphylloides fruticosa</i> (<i>Rosaceae</i>) в связи с половой дифференциацией	631
Куркин К. А. Оценка засухоустойчивости травянистых многолетников в Барабинской лесостепи и Окской пойме	638
СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ	
Тихомиров Вал. Н. Род <i>Polygala</i> (<i>Polygalaceae</i>) во флоре Белоруссии	652
ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ	
Бязров Л. Г., Журбенко М. П. Новые и редкие виды лишайников с Хангайского нагорья (Монголия)	663
Красноборов И. М. <i>Artemisia pamirica</i> (<i>Asteraceae</i>) на Русском Алтае и в Республике Тыва	667
Веселова П. В. Находка <i>Diplotaxis muralis</i> (<i>Brassicaceae</i>) в Западном Казахстане	669
ЮБИЛЕИ И ДАТЫ	
Мельник В. И. Иосиф Конрадович Пачоский (к 140-летию со дня рождения)	672
ПОТЕРИ НАУКИ	
Куликова Г. Г., Мурашев В. В., Тимонин А. К. Памяти Нонны Робертовны Мейер-Меликян (2 VIII 1937—5 V 2003)	680
КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ	
Голуб В. Б., Розенберг Г. С., Саксонов С. В. Н. Б. Ермаков. Разнообразие бореальной растительности Северной Азии. Гемибореальные леса. Классификация и ординация. — Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2003. 232 с.	691
ХРОНИКА	
Генкал С. И., Гогорев Р. М., Корнева Л. Г., Стрельникова Н. И. VIII Школа диатомологов России и стран СНГ (Борок, 16—19 сентября 2002 г.)	694
Мартыненко В. А., Полетаева И. И. VI рабочее совещание «Успехи сравнительной флористики в России. Вклад школы А. И. Толмачева» (Сыктывкар, 17—21 июня 2003 г.)	696
Указатель новых названий растений	704